

**Vergleichend-morphologische
Untersuchungen am Gynoeceum
der Saxifragaceen**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

philosophischen Fakultät II

der

Universität Zürich

von

Ernst Morf

aus Zürich

Begutachtet von den Herren Prof. Dr. H. Wanner

P.-D. Dr. H. J. Schäppi



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**Vergleichend-morphologische
Untersuchungen am Gynoeceum
der Saxifragaceen**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

philosophischen Fakultät II

der

Universität Zürich

von

Ernst Morf

aus Zürich

Begutachtet von den Herren Prof. Dr. H. Wanner

P.-D. Dr. H. J. Schäppi

Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Saxifragaceen

Von Ernst Morf

(Aus dem Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich)

Eingegangen am 3. Juli 1950

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung und Fragestellung	517
B. Spezieller Teil: Morphologische Untersuchungen am Gynoeceum	522
I. Zur Einführung: Die Gattung <i>Saxifraga</i>	522
II. Übrige Gattungen der <i>Saxifragaceae</i>	546
Unterfamilie <i>Saxifragoideae</i>	546
Tribus <i>Saxifrageae</i>	546
<i>Astilbe</i>	546
<i>Rodgersia</i>	548
<i>Bergenia</i>	550
<i>Peltiphyllum</i>	552
<i>Saxifraga</i>	553
<i>Heuchera</i>	554
<i>Tolmiea</i>	556
<i>Tellima</i>	558
Tribus <i>Francoeae</i>	559
<i>Francoa</i>	559
Tribus <i>Ribesieae</i>	561
<i>Ribes</i>	561
Unterfamilie <i>Parnassioideae</i>	563
<i>Parnassia</i>	563
Unterfamilie <i>Iteoideae</i>	566
<i>Itea</i>	566
Unterfamilie <i>Kirengeshomoideae</i>	567
<i>Kirengeshoma</i>	570
Unterfamilie <i>Hydrangeoideae</i>	567
Tribus <i>Philadelphaeae</i>	567
<i>Philadelphus</i>	567
<i>Deutzia</i>	570
Tribus <i>Hydrangeaeae</i>	571
<i>Hydrangea</i>	571
Unterfamilie <i>Escallonoideae</i>	572
<i>Escallonia</i>	572
C. Allgemeiner Teil	573
I. Vergleichende Betrachtung und Zusammenfassung	573
a) Die Zahl der Karpelle	573
b) Die Blütenachse	574



	Seite
c) Der Bau des Karpelles	575
d) Die Verwachsung der Karpelle	581
e) Die Plazenten	584
f) Zum Typus des coenokarpen Gynoeceums	584
II. Systematische Betrachtungen	586

A. Einleitung

Der Bau des Gynoeceums spielt für die Systematik und die Phylogenie der Angiospermen eine ganz hervorragende Rolle. Von Bedeutung ist es dabei vor allem, ob die Karpelle unter sich *frei* (apokarp) oder *verwachsen* sind. In der systematischen Literatur wird die Meinung vertreten, daß von den freikarpelligen Gynoeceen ein kontinuierlicher Übergang zu solchen mit stark verwachsenen Fruchtblättern besteht. Apokarpe Gynoeceen sind also ursprünglich, die verwachsen-blättrigen Gynoeceen dagegen abgeleitet. Bei den letztgenannten werden *synkarpe Gynoeceen mit zentralwinkelständigen* und *parakarpe Gynoeceen mit parietalen oder zentralen Plazenten* unterschieden. Während Engler (7) und Wettstein die verschiedenen Fruchtknotenformen phylogenetisch nicht unbedingt auseinander ableiten wollen, wird das von andern Systematikern ohne nähere Begründung getan. Ein weiteres systematisch wichtiges Merkmal ist die *Ober- bzw. Unterständigkeit* des Fruchtknotens.

Bei der großen Bedeutung des Gynoeceums für die Systematik einerseits und im Hinblick auf seine außerordentliche Formenmannigfaltigkeit andererseits ist es verständlich, daß ihm schon lange Zeit besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Indessen haben sich die Untersucher mehr mit einzelnen speziellen Verhältnissen beschäftigt; so wurde zum Beispiel die zentrale Plazenta häufig diskutiert, ebenso die Entstehung des unterständigen Fruchtknotens usw. Viel weniger beachtet wurde die Gynoeceumsstruktur in ihrer Gesamtheit. Auch über die häufig auftretenden Gestalten und Erscheinungen, zum Beispiel gefächerter Fruchtknoten mit zentralwinkelständiger Plazenta, die Erscheinung der Verwachsung der Karpelle untereinander und ähnliche Probleme wurden wenig Untersuchungen angestellt. Gerade diese gewöhnlichen, häufig auftretenden Erscheinungen aber sind für die Systematik von größter Bedeutung. Erst ihre genaue Abklärung läßt Schlüsse morphologischer und phylogenetischer Art zu.

Es ist Trolls Verdienst, in neuerer Zeit wieder eine solche morphologische Betrachtungsweise, die zunächst von phylogenetischen Deutungen absieht, in den Vordergrund gerückt zu haben. Er schließt allerdings eine systematisch-phylogenetische Auswertung der so gewonnenen

Zusammenhänge nicht aus, wie ihm bisweilen vorgeworfen wird. Troll stellt in einer 1928 erschienenen Arbeit dem *apokarpen* Gynoeceum das *coenokarpe* gegenüber. Diese Unterscheidung bringt nach ihm nicht nur beschreibende, sondern auch typologische Unterschiede zum Ausdruck, indem sich für coenokarpe Gynoeceen « ein allen gemeinsamer Typus aufzeigen läßt, aus dem sie zu verstehen sind » (19 a). Jedes Gynoeceum läßt, nach der Ansicht von Troll, *drei nicht homologe Zonen* übereinander erkennen, eine *basale synkarpe*, eine *mittlere parakarpe* und eine *apikale apokarpe* Zone. Als Kriterien werden also *nicht nur Verwachsung der Karpelle* untereinander, sondern auch deren *innere Gestaltung* herangezogen. Der Typus wird als ein System betrachtet, in dem Verwachsungsgrad und Einrollung der Karpellränder *unlösbar gekoppelt* sind.

In der Folge erwies sich diese Typisierung als eine fruchtbare Arbeitsmethode, die uns wertvolle Einblicke in morphologische und phylogenetische Zusammenhänge erschlossen hat. Zeugnis davon legen Arbeiten von H. J. Sch ä p p i (15 a) und Th. Eckard t (5) ab.

Die Untersuchung von Gynoeceen in verschiedenen Verwandtschaftskreisen führte Troll zur Notwendigkeit, die nicht direkt, sondern durch Vermittlung des Achsengewebes verbundenen Gynoeceen als *pseudo-coenokarp* den *echt coenokarpen* gegenüberzustellen (19 c). Auch dieser Schritt erwies sich als richtig; die Feststellung, ob echte oder Pseudo-coenokarpie vorliegt, begegnete allerdings in gewissen Fällen großen Schwierigkeiten. Diese Unterscheidung führte aber zu einer einheitlicheren Auffassung von einzelnen systematischen Gruppen (Troll, 19 c, Eber, E., 4).

Neben der fruchtbaren Wirkung, die von Trolls Deutung des coenokarpen Gynoeceums ausging, zeigte es sich aber bald, daß dieser Typus nicht allen Gynoeceen gerecht werden konnte; man suchte daher nach *Erweiterungen und Neuformulierungen*. Es waren vor allem zwei Punkte, an denen die Kritik einsetzte :

1. Es wurde die Frage gestellt, ob die Karpelle in bezug auf ihre Verwachsung ein alternatives Verhalten zeigen, wie W. Troll implicite annimmt, oder ob zwischen apokarpen und coenokarpen Gynoeceen graduelle Abstufungen vorhanden sind. Th. Eckard t (5) hat diese Frage zum erstenmal in präziser Form aufgeworfen und im Sinne Trolls dazu Stellung genommen. Juhnke und Winkler (11), die sich nur methodenkritisch mit Trolls Typus beschäftigen, nehmen einen *kontinuierlichen Übergang* zwischen apokarpen und verwachsenkarpelligen Gynoeceen an. Zum gleichen Schluß kommt neuestens auch H. Baum 2 d, 2 f) auf Grund entwicklungsgeschichtlicher und vergleichend morphologischer Untersuchungen. Auf diese Arbeiten werde ich unten noch zurückkommen.

2. Es wurde die Frage aufgeworfen, ob synkarpe und parakarpe Zonen schon in der Gynoeceumsanlage verschieden differenziert seien. Diese Frage steht im Zusammenhang mit der « Nicht-Homologie » der parakarpn und der synkarpen Zone, die ein konstitutives Element des coenokarpen Gynoeceums bei T r o l l darstellt. T r o l l nimmt an, daß die drei verschieden struktuierten, im Typus enthaltenen Zonen schon in der Gynoeceumsanlage ausgebildet seien. Die Ausgestaltung zum ausgewachsenen Gynoeceum besteht nach seiner Ansicht in einem *verschieden starken Auswachsen* dieser Zonen. Demgegenüber nehmen andere Autoren den Standpunkt ein, daß die Struktur des Gynoeceums sich erst *im Laufe der Ontogenese* entwickle, bzw. noch Veränderungen erfahren könne.

Einen Fortschritt bedeutete es, als L e i n f e l l n e r (12) zeigte, daß unter dem Begriff « synkarp » *zwei verschiedene Strukturen* zusammengefaßt werden, die er streng auseinanderhält. Die Fächerung kommt nämlich auf zwei ganz verschiedenen Wegen zustande :

- a) durch kongenitale Verwachsung der Karpellränder. H. B a u m (2 b) spricht in diesem Falle von *primärer Synkarpie*;
- b) die zunächst freien Karpellränder legen sich aneinander, sind schließlich nur noch durch eine Naht getrennt oder verwachsen postgenital miteinander. Nach H. B a u m liegt in diesem Falle *sekundäre Synkarpie* vor.

Zur Frage der Entstehung der Fächerung kann die Entwicklungsgeschichte einen wesentlichen Beitrag leisten. Es liegen denn auch eine Reihe von Untersuchungen vor, die alle zu dem Resultat gelangen, daß neben der primär synkarpen Zone noch *sekundär synkarpe Abschnitte im Gynoeceum bestehen, die in der Jugend parakarp sind* und erst im Laufe der Entwicklung synkarp werden. Während der Ontogenese der verschiedenen Gynoeceumstrukturen etwelche Beachtung geschenkt wurde, fanden deren räumliche Beziehungen zueinander wenig Beachtung.

Dies ist die Ausgangslage für unsere Fragestellung. Sie betrifft : Zusammenhänge zwischen *apokarpen und coenokarpen* Gynoeceen einerseits und zwischen *parakarper und synkarper* Zone anderseits. Die folgenden Gründe waren begleitend für die Wahl der Saxifragaceen als Untersuchungsobjekt :

1. Es scheint uns richtig, zur Darstellung von Übergangsreihen Beispiele nicht aus dem ganzen Bereich der Angiospermen zusammenzutragen, sondern auf möglichst *enge Verwandtschaftsbereiche* zu beschränken.
2. Bei den Saxifragaceen finden wir neben coenokarpen Formen auch solche, die den apokarpen Rosaceen und Crassulaceen nahestehen, so

daß Übergänge nicht ausgeschlossen erscheinen. Zudem umfaßt die Familie sowohl parakarpe als auch synkarpe Formen.

Da sich innerhalb der Saxifragaceen sowohl ober- wie auch unterständige Gynoeceen finden, bot das untersuchte Material Gelegenheit, auch auf die *Beziehungen der Achse zum Gynoeceum* einzugehen. Der schon 1889 von G o e b e l (10 b) auf Grund eines Vergleiches vertretene Standpunkt hat sich fast allgemein durchgesetzt, daß das unterständige Gynoeceum durch Versenkung der Karpelle in einen « Achsenbecher » aus dem oberständigen abzuleiten ist. Nachdem die Frage des unterständigen Gynoeceums kaum mehr umstritten war, trat diejenige nach der *morphologischen Natur des « Achsenbechers »* mehr in den Vordergrund. Histogenetische Untersuchungen von L e i n f e l l n e r (12) führten zur Bestätigung der Ansicht von G o e b e l, daß es sich dabei tatsächlich um Achsengewebe handelt. Ohne zu dieser Frage Stellung zu nehmen, soll im folgenden dieser Ausdruck für das den Fruchtknoten berindende Gewebe verwendet werden.

Es ergab sich aus allem die in den folgenden Punkten zusammengefaßte erweiterte

Fragestellung :

1. Welches ist die *Gestalt des Saxifragaceen-Karpells* ?
2. Wie sind diese Karpelle miteinander *verwachsen* und wie stehen *parakarpe und synkarpe Gynoeceen* zueinander ?
3. Gibt es innerhalb der Saxifragaceen einen *Übergang zwischen apokarpen und verwachsenkarpelligen Gynoeceen* ?
4. Läßt sich der *Begriff des coenokarpen Gynoeceums* für diese Familie typologisch halten, wie muß er eventuell neu gefaßt werden ?
5. Wie ist die *Blütenachse* gestaltet und in welcher Beziehung steht sie zum Gynoeceum ?
6. Welche Beiträge kann die Gynoeceumsmorphologie zu den *systematischen Beziehungen* innerhalb der Saxifragaceen und zur Stellung dieser Familie zu andern Gruppen im System liefern ?

Einteilung

Im *ersten Teil* der vorliegenden Arbeit werden die Gynoeceen der uns zur Verfügung stehenden *Saxifragaceen* beschrieben. An den Anfang ist die Gattung *Saxifraga* selbst gestellt. Am Beispiel von *Saxifraga aspera* wird eine Einführung in die Gynoeceumsmorphologie gegeben und die ganze Problematik aufgerollt. In der Anordnung der übrigen Gattungen habe ich mich an E n g l e r (8 b) gehalten. Einzig *Kirengeshoma* wird, entsprechend der früheren Auffassung von E n g l e r (8 a), zusam-

men mit den *Hydrangeoideae* behandelt. Soweit es möglich ist, werden *Vergleiche spezieller Natur* auch bereits in diesen ersten Teil hineingenommen.

Im *zweiten Teil* erfolgt dann, die ganze Familie erfassend, die Beantwortung unserer Fragen. Ich beziehe natürlich meine Aussagen nur auf diejenigen Arten, die zur Untersuchung gelangt sind. Indessen glaube ich, daß sie eine gewisse *Verallgemeinerung* erlauben.

Um Mißverständnissen vorzubeugen, sollen kurz einige im folgenden verwendete *Begriffe* festgelegt werden. Die von T r o l l eingeführte Bezeichnung *coenokarp* soll für ein Gynoeceum verwendet werden, in dem im Zeitpunkt der Anthese die Karpelle miteinander verwachsen sind. Sie wird also *nur beschreibend* verwendet und füllt T r o l l s Begriff *coenokarp* nur zum Teil aus.

Mit Bezug auf die Bezeichnungen *parakarp* und *synkarp* halte ich mich an die Terminologie von G r i e s e b a c h und H o f m e i s t e r (in T r o l l, 19 a) und verstehe darunter *ein- bzw. mehrfächerige Zonen* in einem coenokarpen Gynoeceum. In der ersteren ist die Karpellform « *offen* », in der letzteren « *geschlossen* ». Die Unterscheidung von *primärer und sekundärer Synkarpie* wurde bereits S. 519 erläutert.

Material

Das Material wurde zum Teil von Herrn Dr. H. J. S c h ä p p i in den Alpen gesammelt. Einen großen Teil habe ich selbst in 70 % Alkohol fixiert, wobei mir Herr Prof. D ä n i k e r als Direktor des Botanischen Gartens Zürich und die Gebrüder F r i k a r t in Stäfa in verdankenswerter Weise ihre in Kultur gehaltenen Formen zur Verfügung stellten. Die präparative Verarbeitung des Materials zeigte keine Schwierigkeiten. Von allen Arten wurden Mikrotomschnitte von Gynoeceen hergestellt und mit Hämatoxylin-Safranin gefärbt.

Die vorliegende Arbeit wurde am Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich auf Anregung von Herrn P.-D. Dr. H. J. S c h ä p p i ausgeführt. Ich habe in den Diskussionen, die aus seinem regen Interesse am Fortgang der Untersuchungen entstanden sind, manche Förderung erfahren dürfen. Dafür danke ich ihm an dieser Stelle ganz besonders. Herrn Prof. Dr. H. W a n n e r bin ich für die Überlassung des Institutsmaterials zu Dank verpflichtet. Herrn K. F r a n k verdanke ich seine Unterstützung in allen Fragen technischer Natur.

B. Spezieller Teil

I. Zur Einführung: Die Gattung *Saxifraga*

1. *Saxifraga aspera* L.

Am Rande der tellerartig verbreiterten Blütenachse sind 5 Kelch-, 5 Kron- und 10 Staubblätter inseriert. Das Gynoeceum, von kegelförmig-

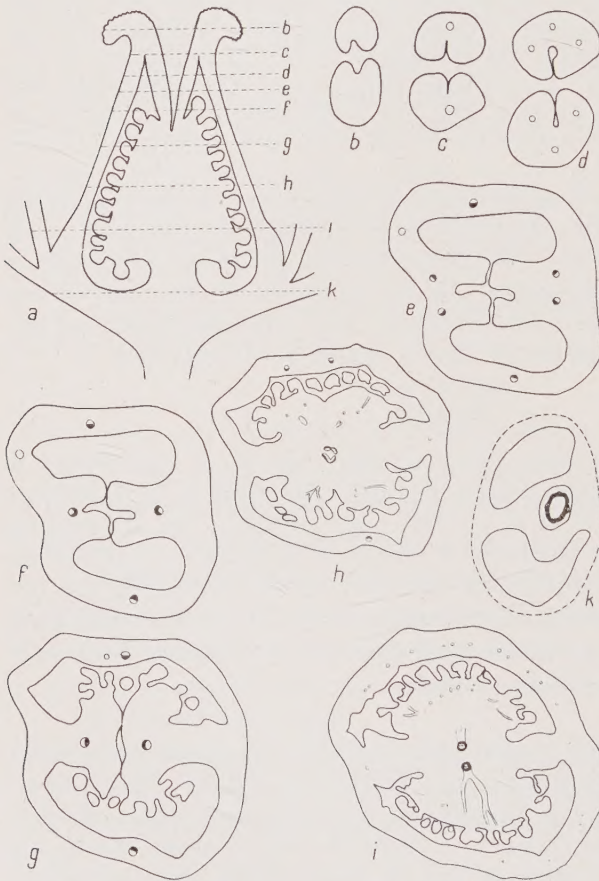


Abb. 1

Saxifraga aspera, a Längsschnitt, b bis k Querschnitte durch das Gynoeceum. Im Längsschnitt sind die Höhenlagen der verschiedenen Querschnitte bezeichnet

Vergr. a 40-, b bis g 46-, h bis i 40-, k 50fach

ger Gestalt, sitzt mit seiner breiten Grundfläche diesem *Achsenteller* auf. Es ist aus zwei Karpellen zusammengesetzt, die bis über die Mitte miteinander verwachsen sind (Abb. 1, Fig. a). An der Außenwand finden sich Nektarien; die Staubblätter sind hier leicht angelehnt.

Der Bau des Gynoeceums soll an Hand der Querschnitte in Abbildung 1, Fig. b bis k, des Längsschnittes Fig. a und der Photographien Abbildung 2, Fig. a bis e, genauer verfolgt werden.

In der obersten Region (Abbildung 1, Fig. *b* bis *d*) sind die beiden Karpelle vollständig frei, ihre äußersten Spitzen sind die *Narben* (Fig. *b*). Die morphologischen Oberseiten bilden hier Rinnen, die von Papillen ausgekleidet sind. Die Leitbündel ziehen nicht bis hier hinauf.

Tiefer geführte Querschnitte (Fig. *c* und *d*) zeigen, daß sich die Ränder eines Karpells gegenseitig nähern; damit schließen sich die Rin-

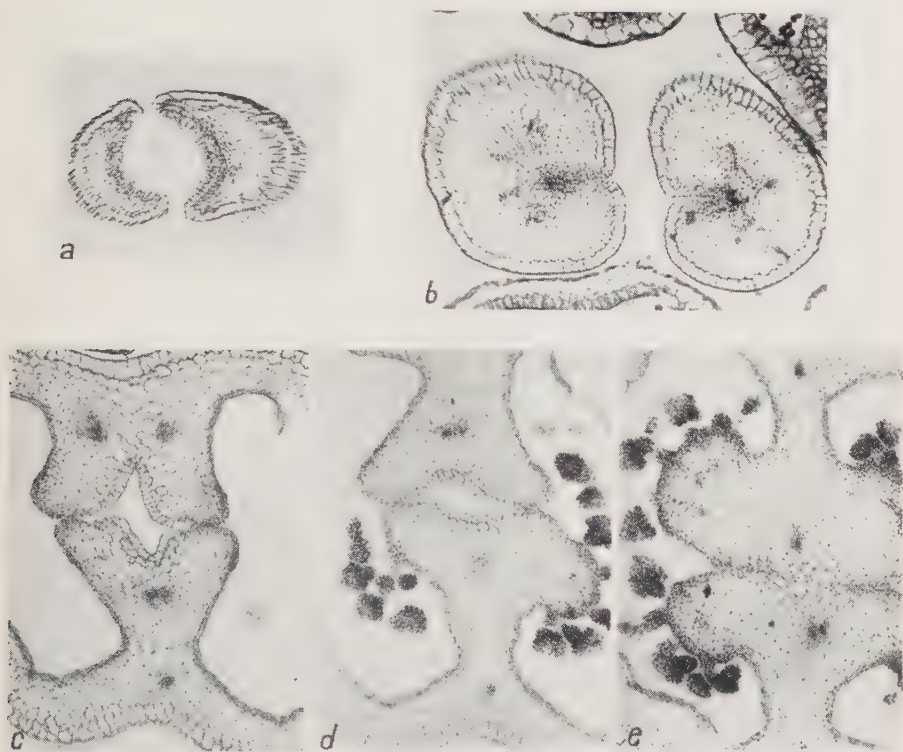


Abb. 2

Saxifraga aspera, Querschnitte durch das Gynoeceum.

Näheres siehe Text, Vergr. 100fach

nen zu Spalten. Eine Epidermis aus großen, regelmäßigen, plasmaarmen Zellen begrenzt die morphologische Unterseite, also hier die Außenseite, des Karpells (Abbildung 2, Fig. *b*). Am Eingang in die Spalte geht sie in das *Leitgewebe für die Pollenschläuche* über. Dieses besteht aus kleinkörnigen, unregelmäßig geformten, plasmareichen Zellen, deren Inhalt sich mit Safranin intensiv rot färbt. Es geht nach oben kontinuierlich in das *Papillengewebe der Narbe* über (Abbildung 2, Fig. *a*). Wie aus dem Vergleich von Abbildung 1, Fig. *c* und *d* hervorgeht, zieht das dorsale Leitbündel am weitesten hinauf; erst etwas tiefer erkennt man in jedem

Fruchtblatt seitlich auch je einen lateralen Strang und bisweilen noch weitere kleinere Bündel (Abbildung 1, Fig. *h, i*).

Die folgenden Bilder stellen Schnitte durch den obersten Teil der *verwachsenen Zone* dar. Die Karpelle verwachsen untereinander zuerst mit Teilen ihrer Seitenwände (Fig. *e*), während ihre Ränder vorerst noch frei bleiben. Zwischen den beiden Karpellen entsteht auf diese Weise eine Spalte, die senkrecht steht zu derjenigen, die zwischen den beiden Rändern desselben Karpells gelegen ist. Die erstere soll als *interkarpelläre* Spalte bezeichnet werden, die letztere als *intrakarpelläre*. Ebenso wollen wir im folgenden von der *interkarpellären Verwachsung* sprechen, wobei Teile *verschiedener* Karpelle miteinander verwachsen. Im Gegensatz dazu steht die *intrakarpelläre Verwachsung*; sie erfaßt Teile des *gleichen* Karpells.

Die morphologische Unterseite des Karpells wird auch in der interkarpellären Spalte von der großzelligen Epidermis begrenzt, die an der Stirnseite des Karpellrandes in das kleinzellige Gewebe der morphologischen Oberseite übergeht (Abbildung 2, Fig. *c*). Diese Stirnseite weist deutlich zwei Ausbuchtungen auf. Die äußere, nach der interkarpellären Spalte zu gelegene, ist etwas mehr als zur Hälfte von der großzelligen Epidermis bedeckt; intrakarpellär tritt hier keinerlei engere Verbindung auf. Die innere, nach der Fruchtknotenhöhle zu gelegene Ausbuchtung ist ganz aus dem Gewebe mit den kleinen, plasmareichen Zellen gebildet. Die beiden inneren Ausbuchtungen eines Karpells treten intrakarpellär miteinander in Verbindung, die oberflächlichen Zellen verkeilen sich gegenseitig ineinander. Es bleibt aber eine *Nahtlinie* deutlich erkennbar. Die Berührungsfläche zwischen Karpellteilen — sowohl die inter- als auch die intrakarpelläre — kann verschiedenen Charakter aufweisen; zu deren Beschreibung wollen wir folgende Unterscheidung treffen: Wir sprechen von *Verbindung* der Karpellränder, wenn eine Naht die Berührungsfläche markiert. Bei einer *Verwachsung* hingegen ist keine Spur einer Grenzlinie mehr erkennbar.

Die interkarpelläre Spalte verkürzt sich allmählich, und je zwei benachbarte laterale Bündel verschmelzen miteinander. Damit kommt es zur Ausbildung von *Zwischenbündeln* (Abbildung 1, Fig. *f*).

Nach unten folgt nun die *fertile Zone*. In ihr finden wir grundsätzlich die gleichen Verhältnisse, wie wir sie eben geschildert haben. Hinter den inneren Ausbuchtungen haben sich in die Fruchtknotenhöhle hinein mächtige Plazenten entwickelt, die die Samenanlagen tragen (Abbildung 1, Fig. *g*). Die interkarpelläre Spalte hat sich vollkommen geschlossen, d. h. die Karpelle sind bis zu ihren Rändern miteinander verwachsen. Die äußere Ausbuchtung ist als solche verschwunden, wir können aber noch ihren Bereich erschließen aus der Ausdehnung der großzelligen Epidermis (Abbildung 2, Fig. *d*). Hier klaffen die Ränder der intrakar-

pellären Spalte auseinander, während sie im Bereich der äußeren Ausbuchtung noch immer fest aufeinandergepreßt sind.

Erst im untersten Drittel der fertilen Zone legen sich die Ränder ein und desselben Karpells der ganzen Länge nach aufeinander und verwachsen sogleich im Zentrum miteinander (Abbildung 1, Fig. *h*, Abbildung 2, Fig. *e*), so daß keine Naht mehr sichtbar ist. Die Verwachsung schreitet dann nach den distalen Teilen der Spalte zu fort; Abbildung 1, Fig. *h*, zeigt ein Zwischenstadium, wo das erst zum Teil geschehen ist, während die Verwachsung tiefer unten (Fig. *i*) vollkommen ist. Durch diese Verwachsung kommt es zu einer *vollständigen Fächerung* des Fruchtknotens.

Die eben erwähnten beiden Zwischenbündel, die in dem in Fig. *f* dargestellten Querschnitt im Innern des Fruchtknotens liegen, nähern sich gegenseitig, lösen sich dann aber in je zwei Stränge auf. Damit haben wir wieder wie oben neben dem dorsalen Leitbündel zwei laterale Bündel vor uns. Sie liegen im Zentrum nahe beieinander (Fig. *h*). Im folgenden Bild (Fig. *i*) zeigt der Leitbündelverlauf erneut eine andere Struktur: Die beiden zum gleichen Karpell gehörenden lateralen Bündel verschmelzen miteinander. Die auf diese Weise entstandenen Stränge liegen nun den dorsalen Bündeln gegenüber. Wir beachten ferner, daß in ihnen Hadrom und Leptom eine inverse Lagerung zeigen, d. h. das Hadrom ist nach der Fruchtknotenböhle zu gerichtet. Es liegen somit ganz andere Verhältnisse vor, als wir weiter oben in der Zone der Zwischenbündel festgestellt haben. Seiner Lage und Struktur nach muß dieser Strang als *Ventralmedianus* bezeichnet werden.

Die intrakarpelläre Verwachsung der Karpellränder einerseits und das Auftreten eines Ventralmedianus andererseits erlauben uns, auf *peltaten Bau* des Karpells zu schließen. Die Plazenta steht in dieser Region *an der Querzone eines schlauchförmigen Blattes*.

Diese Deutung der basalen Zone wird auch durch die Entwicklungsgeschichte bestätigt. Leinfellner (12) hat *Saxifraga aizoon* entwicklungsgeschichtlich untersucht. Er hat gezeigt, daß die Karpellränder an der Basis intrakarpellär kongenital miteinander verwachsen, also peltat sind. Diese Zone hat dann im erwachsenen Gynoeceum genau die gleiche Struktur, wie sie eben für *Saxifraga aspera* beschrieben wurde, so daß wir berechtigt sind, die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen auch auf *Saxifraga aspera* zu übertragen.

Die Ventralmediani geben, bevor sie sich in die beiden Lateralialspalten, je ein starkes Bündel ab. Diese beiden *Plazentarbündel* teilen sich wiederum in je zwei Äste, von denen aus weitere Verzweigungen zu den Samenanlagen führen. Am Grunde der Fruchtknotenböhle verschmelzen die beiden Ventralmediani zu einem einheitlichen Rohr (Fig. *k*).

Das Hadrom liegt darin innerhalb des Leptoms. Noch tiefer unten geht dieses Rohr in das Leitbündelrohr des Stengels über.

Die Leitbündelversorgung der Außenwand des Fruchtknotens geschieht durch eine Reihe kleinerer und ein bis zwei größere Bündel, von denen das in der Medianebene gelegene fast bis zur Spitze des Karpells hinaufreicht. Dieser *Dorsalmedianus* vereinigt sich seitlich oberhalb der Basis der Fruchtknotenhöhle mit dem Bündel eines Staubblattes und etwas tiefer mit demjenigen aus einem Kelch- bzw. Kronblatt. Noch weiter unten vereinigt sich dieses zusammengesetzte Leitbündel mit den übrigen, in acht radiären Strahlen konvergierenden Kelch- und Kronleitbündeln und dem oben erwähnten zentralen Bündelrohr.

2. Übrige Arten der Gattung *Saxifraga*

Sektion *Miscopetalum* Haw.

Aus dieser Sektion wurde *Saxifraga rotundifolia* L. untersucht. Im Prinzip sind die Verhältnisse gleich wie bei *Saxifraga aspera*. Das Gynoeceum ist nur an seiner Basis mit der Achse verwachsen. Während bei *Saxifraga aspera* die Dorsalmediani zuerst mit Staubblattbündeln verschmelzen, vereinigen sich hier die entsprechenden dorsalen Bündel, die Staubblatt-, Kronblatt- und Kelchblattstränge alle in einem Punkte.

Die Stirnseite des Karpells zeigt keine Aufwölbungen, wie das für *Saxifraga aspera* beschrieben wurde. Abbildung 3, Fig. *a*, zeigt einen Querschnitt durch die apokarpe Zone der Karpelle entsprechend etwa dem in Abbildung 1, Fig. *d*, dargestellten Schnitt von *Saxifraga aspera*. Wir erkennen im besonderen die Berührungszone zwischen den beiden Rändern eines Karpells. Sie liegen an der Außenseite der intrakarpellären Spalte flach aufeinander, während sie nach der Fruchtknotenhöhle zu ineinander verzahnt sind.

Der etwas tiefer geführte Querschnitt Abbildung 3, Fig. *b*, entspricht genau dem in Abbildung 1, Fig. *g*, gezeigten von *Saxifraga aspera*. Etwas weiter unten (Abbildung 3, Fig. *c*) legen sich die Ränder vollständig aneinander, die oberflächlichen Zellen verkeilen dann auf der ganzen Länge etwas ineinander. Noch ein wenig tiefer verwachsen die Ränder miteinander, die intrakarpelläre Naht verschwindet vollständig. Wie bei *Saxifraga aspera* geht diese Verwachsung auch hier zuerst im Zentrum vor sich und schreitet dann in beiden Richtungen nach den Fruchtknotenhöhlungen zu fort.

Die auch hier zu beobachtenden Zwischenbündel lösen sich am Übergang zur peltaten Zone in die vier Lateralia auf. Vorerst vereinigen sie sich aber noch nicht zu Ventralmedianen, sondern ordnen sich im Zentrum zu einem axilen Bündel an. Erst an der Basis der Fruchtknotenhöhle treten die beiden Ventralmediani andeutungsweise in Erscheinung, indem sich der einheitliche, zentrale Strang mehr oder weniger in zwei

Gruppen teilt. Bisweilen kann beobachtet werden (Abbildung 3, Fig. *d*), daß diese Gruppen je drei Stränge enthalten. Der mittlere Strang tritt am Grunde der fertilen Zone in die Plazenta ein. Neben diesem Plazentarstrang sind aber auch noch Abzweigungen der Lateralia und der Zwischenbündel an der Versorgung der Samenanlagen beteiligt. Diese scheinbar unwesentlichen Einzelheiten werden im Zusammenhang noch einmal zur Sprache kommen (siehe S. 542).

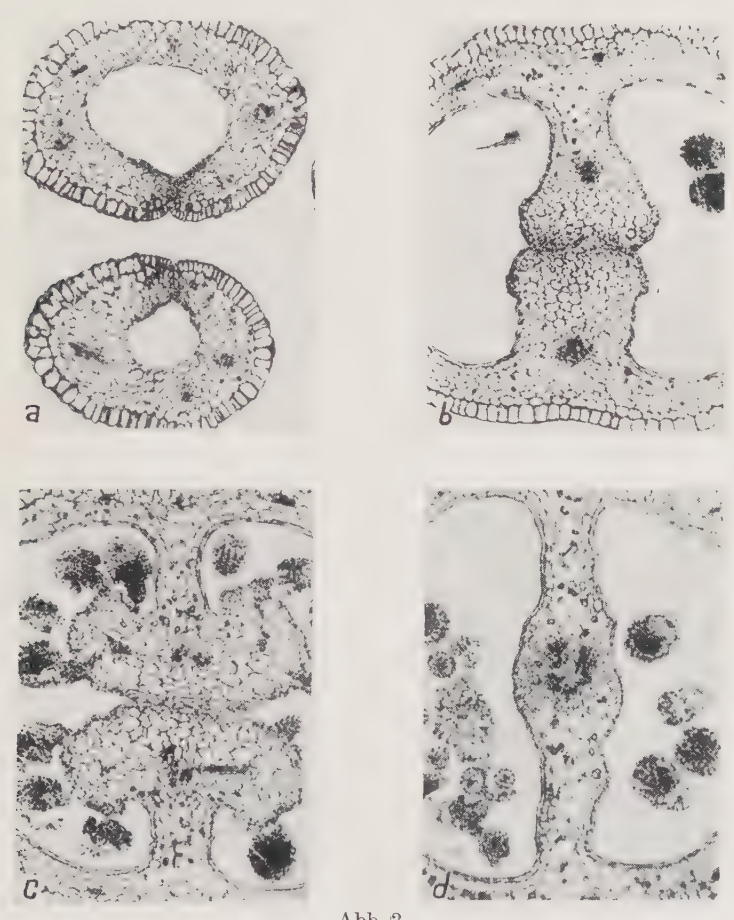


Abb. 3
Saxifraga rotundifolia,
 Querschnitte durch das Gynoceum. Vergr. 100fach

Sektion Nephrophyllum Gaud.

Saxifraga granulata L. ist der aus dieser Sektion untersuchte Vertreter. Die Karpelle sind weiter in die Blütenachse hineinversenkt als bei *Saxifraga aspera*. Die Dorsalmediani vereinigen sich zuerst mit Bündeln

episepaler Staubblätter, erst tiefer mit den entsprechenden Kelchblattsträngen.

In der apokarpen Zone sind die Ausbuchtungen der randnahen Zonen des Karpells nur ganz schwach angedeutet. In der coenokarpen Zone sind die Plazenten im oberen Teil intrakarpellär durch eine Kerbe gespalten. Diese Kerbe vertieft sich von oben nach unten immer mehr, so daß sich Plazenten gerade oberhalb der peltaten Zone nur noch ein wenig berühren. Die Epidermen sind hier nicht ineinander verzahnt, sondern liegen ganz flach aufeinander. Darunter folgt dann die nahtlose Verwachsung vom Zentrum aus. Die fertilen Teile der Plazenten erstrecken sich besonders weit in die Querzone hinein. Die Leitbündelversorgung der Plazenten ist die gleiche wie bei *Saxifraga aspera*.

Die Zwischenbündel lösen sich oberhalb der Querzone nicht in die beiden Lateralia auf, sondern verschieben sich als ganze so, daß sie schließlich in die Medianebene durch beide Karpelle zu liegen kommen. Sie haben damit die Stellung von Ventralmedianen. Diese Art des Überganges der Zwischenbündel in die Ventralmedianen kann bisweilen auch bei *Saxifraga aspera* beobachtet werden.

Sektion Dactyloides Tausch

Aus der Sektion *Dactyloides* wurden vier Arten untersucht, nämlich *Saxifraga muscoides* All., *Sequieri* Spreng., *androsacea* L. und *trifurcata* Schrad. Die vier Arten sind in bezug auf den Bau des Gynoeceums im wesentlichen gleich gebaut.

In Abb. 4 sind Längsschnitte durch die Gynoeceen von zwei Arten dieser Sektion dargestellt. Zuerst sollen die Verhältnisse bei *Saxifraga muscoides* zur Zeit der Anthese untersucht werden (Fig. c). Die Blütenachse ist trichterförmig gestaltet. Sie nimmt den ganzen coenokarpen Abschnitt des Fruchtknotens auf, nur die apokarpen Teile ragen daraus heraus. Der Griffel geht nicht, wie das für *Saxifraga aspera* beschrieben wurde, kontinuierlich in den Fruchtknotenabschnitt über (vgl. Abbildung 1, Fig. a), sondern die beiden Teile sind scharf voneinander abgesetzt. Der Fruchtknoten besitzt oben eine waagrechte Wand, die außen scharf zum Achsenbecher abgebogen ist. Dadurch entsteht eine Falte. Das Fruchtknotendach ist außen stark verdickt und bildet hier die Nektarien. Seinem Zentrum sitzen die beiden Griffeläste auf.

Eine junge Frucht von *Saxifraga androsacea* ist in Fig. d gezeichnet. Man erkennt, daß sich in der weiteren Entwicklung des Gynoeceums vor allem das Zentrum mit den fertilen Plazenten streckt. Dadurch wird der ursprünglich flache Teil der Fruchtknotenaußenwand aufgerichtet und die Falte immer mehr ausgeglichen. Die Karpellgestalt der reifen Frucht ist dann dieselbe wie bei *Saxifraga aspera*. Das stärkere Wachs-

tum im Zentrum hat auch die Folge, daß die beiden Griffeläste auseinanderpreizen.

Der Bau des Gynoeceums von *Saxifraga Seguieri* ist an den Querschnitten in Abb. 5 dargestellt. Der oberste Schnitt (Fig. a) ist gerade unterhalb der Basis der Griffel geführt. Auf der einen Seite ist bereits die Verwachsung eines Karpells mit der Blütenachse erkennbar, das andere Karpell ist hier noch frei. Das erstere der beiden Karpelle ist durch das Fruchtknotendach getroffen. Im Zentrum liegen die beiden engen Griffelkanäle. Die beiden Karpelle sind außen interkarpellär mit-

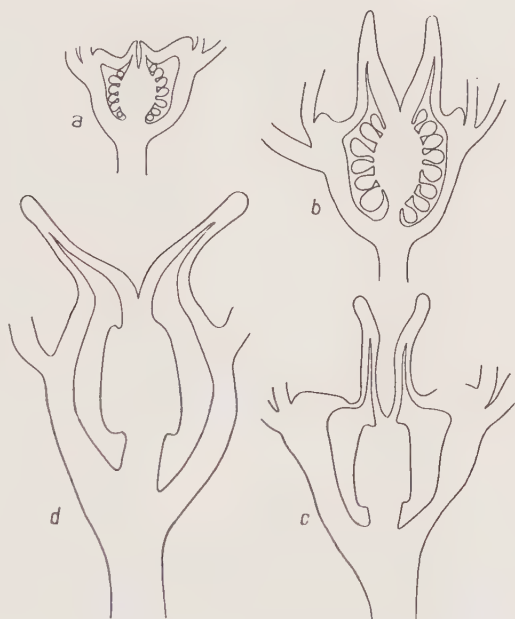


Abb. 4

Längsschnitte durch verschiedene Gynoeceen.

a aus einer Knospe von *Sax. aizoon*, b aus einer Blüte derselben Art,

c aus einer Blüte von *Sax. muscoides*, d junge Frucht von *Sax. androsacea*.

Vergr. 12fach

einander verwachsen, ihre Ränder sind noch frei; zur Bildung von Zwischenbündeln ist es noch nicht gekommen. Dies ist erst auf dem Schnitt in Fig. b der Fall. Die Berindung durch das Achsengewebe ist hier vollständig. Die interkarpelläre Spalte ist geschlossen. Intrakarpellär liegen die Karpellränder fest aufeinander. Die Grenzlinie ist als Naht erkennbar; sie wird durch die ineinander verkeilten Epidermiszellen gebildet. Im Innern der Fruchtknotenhöhle findet sich gerade neben dem Ende dieser Naht eine leichte Aufwölbung. In diesem Bereiche sind auf einem etwas tiefer geführten Schnitt (Fig. c) die Plazenten zu erkennen. Dieselben sind in beiden Fruchtknotenhöhlen durch die intrakarpelläre Kerbe gespalten. Die intrakarpelläre Naht ist sowohl bezüglich ihres Umfanges als auch ihrer Struktur gleich wie auf dem höher gelegenen Schnitt von Fig. b. Nach unten (Fig. d) wird die Kerbe immer tiefer, so

daß sich gerade oberhalb der intrakarpellären Verwachsung die Karpellränder nur noch auf einer ganz kurzen Strecke im Zentrum berühren. Gleich daunter beginnt dann die intrakarpelläre Verwachsung, die im Schnitt von Fig. *e* vollständig ist. Die Plazenten reichen bis weit in diese Querzone hinein. Die Zwischenbündel lösen sich in die vier Lateralia auf. Genau gleich, wie das für *Saxifraga aspera* beschrieben worden ist, nähern sich je zwei davon intrakarpellär und verschmelzen zu einem Ventralmedianus. Ebenso wird die Plazenta durch ein im oberen Teil des Ventralmedianus abzweigendes Plazentarbündel versorgt.

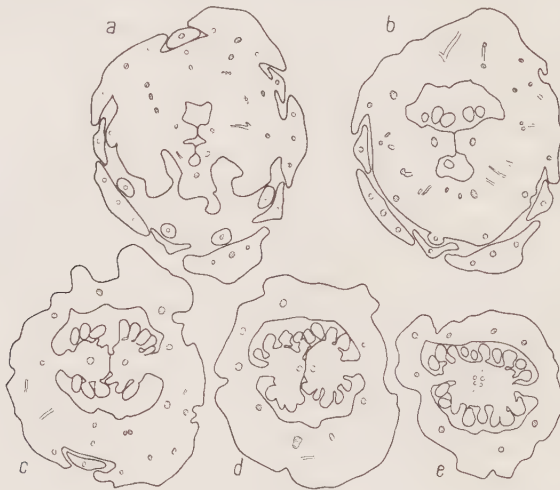


Abb. 5
Saxifraga Seguieri, Querschnitte durch den unterständigen Fruchtknoten. Vergr. 15fach

Bei *Saxifraga androsace* wird der Ventralmedianus durch Verlagerung der Zwischenbündel gebildet, wie das schon für *Saxifraga granulata* beschrieben wurde (siehe S. 528). Die Plazentarbündel von *Saxifraga trifurcata* reichen bis über die Plazenten hinauf und verschmelzen an der Spitze mit den entsprechenden Lateralia.

Sektion boraphila Engl.

Aus dieser Sektion wurden *Saxifraga stellaris* L. und *Saxifraga pennsylvanica* L. untersucht.

Der Fruchtknoten ist fast ganz oberständig; nur am Grunde tritt, ähnlich wie bei *Saxifraga aspera* (Abbildung 1, Fig. *a*), eine Verwachsung zwischen Karpellen und Achsenbecher auf. Etwa vier bis fünf Leitbündel versorgen die dorsalen Spreitenteile jedes Karpells; sie zweigen von je einem Staubblattbündel ab, mit welchem sie eine Strecke weit

gemeinsam verlaufen. Der dorsalmedian verlaufende Strang geht im einen Karpell von einem epipetalen, im andern Karpell von einem episepalen Staubblattbündel ab. Diese Dorsalmediani verlaufen in der Narbe weiter hinauf als die Lateralia. Die beiden Griffel sind nicht von den tieferen Abschnitten des Gynoeceums abgesetzt, sondern gehen fast kontinuierlich in dieselben über.

Auch hier sollen uns eine Reihe von Querschnitten ein Bild über die Verhältnisse vermitteln. Abbildung 6 zeigt solche durch das Gynoeceum von *Saxifraga stellaris*.



Abb. 6

Saxifraga stellaris, Querschnitte durch das Gynoeceum. Vergr. 56fach

Im Griffel (Fig. a) weist die Stirnseite des Karpellrandes eine leichte Ausbuchtung nach der interkarpellären Spalte zu auf. Sie ist von der Epidermis der morphologischen Unterseite bedeckt. In ihrem Bereich berühren sich die intrakarpellären Ränder nicht. Dies ist nur an einer weiter nach der Fruchtknotenhöhle zu gelegenen Ausbuchtung der Fall. Im Innern der Fruchtknotenhöhle ist noch einmal eine deutliche Aufwölbung vorhanden, die sich auf einem etwas tieferen Schnitt (Fig. b) zur fertilen Plazenta entwickelt. Auch hier, ebenso wie in tieferen Partien (Fig. c), berühren sich die Ränder ein und desselben Karpells im Bereich der großzelligen Epidermis nicht.

Erst unterhalb der Mitte der fertilen Zone (Fig. c) verwachsen die beiden Karpelle peripher miteinander, aber die Lateralia bleiben getrennt. Die vorerst noch freien Karpellränder sind leicht nach innen eingeschla-

gen. Erst tiefer unten verwachsen auch diese Abschnitte der Karpelle interkarpellär miteinander (oberhalb Schnitt Fig. *d*). Die Ränder im Zentrum der intrakarpellären Spalte berühren sich vorerst noch nicht, nur die Zellen in den distalen Teilen derselben sind ineinander verkeilt. Erst am Grunde der fertilen Zone (Fig. *d*) verwachsen die Spaltenränder, zuerst im Zentrum, dann noch distal weitergreifend, ohne eine Naht zwischen sich aufzuweisen.

Auch im untern, sterilen Teil der Fruchtknotenhöhle (Fig. *e*), wo die Karpelle vollständig verwachsen sind, vereinigen sich die Lateralia noch nicht zu Zwischenbündeln. Sie nähern sich hier zwar, berühren sich aber erst am Grunde der Fruchtknotenhöhle, wenigstens bei einem Teil der untersuchten Blüten. Im Schnitt von Fig. *f* haben sich die Lateralia zu einem axilen Bündel zusammengeschlossen. Wir stellen darin aber

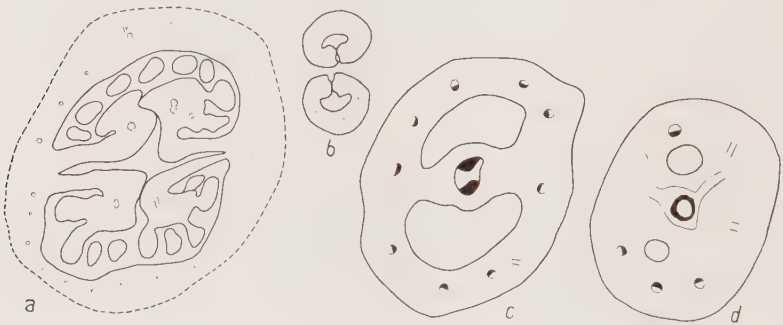


Abb. 7

Querschnitte durch die Gynoeceen von *a* *Saxifraga pennsylvanica*, *b* bis *d* *Saxifraga sarmentosa*, *b* Griffel, *c*, *d* Basis des Fruchtknotens.

Vergrößerung 46fach

unschwer eine nähere Verbindung je zweier nicht zum gleichen Karpell gehörender Bündel fest, also eine Andeutung von Zwischenbündeln. Die Samenanlagen werden ausschließlich durch kleinere Bündel versorgt, die von den Lateralia abzweigen.

Bei *Saxifraga pennsylvanica* liegen prinzipiell die gleichen Verhältnisse vor. Die Blütenachse reicht hier etwas höher hinauf als bei *Saxifraga stellaris*. Die Karpelle werden daher in einer bestimmten Zone (Abb. 7, Fig. *a*) durch Achsengewebe verbunden, so daß der Eindruck von interkarpellärer Verwachsung erweckt werden könnte. Die Spalte zwischen den beiden Karpellen reicht aber in dieser Zone sehr weit hinaus, so daß angenommen werden muß, daß die Karpelle selbst hier noch frei sind. In einer tiefer gelegenen Zone verschwindet die interkarpelläre Spalte, die an der Basis leicht peltat gebauten Karpelle sind also untereinander verwachsen. Die Lateralia nähern sich, vereinigen sich aber

nicht zu Zwischenbündeln, sondern ordnen sich schließlich direkt in das Leitbündelrohr des Stengels ein.

Die Randpartien der Karpellspreiten übergreifen sich bisweilen leicht oder sind sogar nach innen eingerollt (Abb. 7, Fig. *a*). Die äußere, sterile Ausbuchtung der Stirnseite des Karpellrandes, wo groß- und kleinzellige Epidermis zusammenstoßen, ist deutlich ausgeprägt, ebenso auch die innere, fertile. Die Plazenten werden entweder durch ein eigenes Bündel versorgt, das am Grunde der Plazenta von einem lateralen Bündel abzweigt, oder es werden fortlaufend Bündel von den Lateralia in die Samenanlagen abgegeben.

Sektion Diptera Borkhausen

Aus dieser Sektion wurden *Saxifraga sarmentosa* L. und *Saxifraga Veitchiana* Balf. untersucht. Die beiden Arten unterscheiden sich im Gynoeceum nur unwesentlich. Im folgenden soll *Saxifraga sarmentosa* an Hand von Abb. 7, Fig. *b* bis *d*, eingehender dargestellt werden.

Saxifraga sarmentosa zeigt eine ausgesprochen dorsiventrale Blüte. Diese Struktur kommt besonders augenfällig in der Krone zum Ausdruck. Die Karpelle stehen transversal zur Symmetrale der Krone; sie sind beide gleich gebaut. Im Gynoeceum sind Griffel und Fruchtknoten ziemlich scharf voneinander abgesetzt, ähnlich, wie es in der Sektion *Dactyloides* beschrieben worden ist. Das Nektarium besteht aus sechs Zacken und liegt auf dem Dach des Fruchtknotens. Es zieht sich aber nicht, wie bei den früher besprochenen *Saxifraga*-Arten, als Ring um das ganze Gynoeceum herum, sondern ist nur auf der adaxialen Seite ausgebildet.

Die Karpelle sind leicht in den Achsenbecher hineinversenkt, und zwar erfolgt die Verwachsung zwischen dem Achsengewebe und den peripheren Teilen der Karpelle auf der dem Nektarium gegenüberliegenden Seite etwas höher.

Besonders schön ist bei *Saxifraga sarmentosa* die Struktur der Karpellränder zu sehen (Fig. *b*). Wir können auf jeder Seite zwei Ausbuchtungen erkennen. Die beiden äußeren, zum Teil von der großzelligen Epidermis bedeckt, berühren sich intrakarpellär nicht. Dies ist nur im Bereich der inneren Vorwölbungen der Fall, die tiefer unten dann auch die Samenanlagen tragen.

Die Verwachsung innerhalb der Karpelle erfolgt etwa in der Mitte der fertilen Zone. Die Lateralia schließen sich direkt zu Ventralmedianen zusammen. Es werden also keine Zwischenbündel gebildet. Am Grunde der fertilen Zone (Fig. *c*) vereinigen sich die Leptomteile beider Ventralmediani. Es ist somit nur noch ein axiler Strang vorhanden, der bikollaterale Struktur besitzt. Etwas tiefer (Fig. *d*) findet eine Änderung der Struktur dieses Bündels statt. Es gestaltet sich zu einem Rohr um, wobei sich das Hadrom zentral und das Leptom peripher verlagert. Von diesem

Rohr zweigen Bündel nach den Kelch- und Kronblättern ab. Die Fruchtknotenhöhlen erstrecken sich aber noch etwas tiefer als bis in diese Region (vgl. S. 575).

Sektion *Trachyphyllum* Gaud.

Hierher gehören neben andern Arten *Saxifraga aspera* L. und *Saxifraga aizoides* L. Das Gynoeceum von *Saxifraga aspera* wurde bereits eingangs als charakteristische Form der Gattung *Saxifraga* dargestellt. Von ihm unterscheidet sich dasjenige von *Saxifraga aizoides* hauptsächlich im Leitbündelverlauf.

Zu *Saxifraga aspera* ist vorerst ergänzend noch nachzutragen, daß die Leitbündel nicht immer den klaren Verlauf nehmen, wie er in Abb. 1 dargestellt ist. Die Lateralia vereinigen sich nicht immer zu einheitlichen Zwischenbündeln, sondern verlaufen lediglich aneinander angelehnt; ebenso verhält es sich mit dem Zusammenschluß zu den Ventralmedianen. Diese sind oft nur durch lockere Bündelgruppen angedeutet, die sich bald zu einem Ring anordnen. Hadromelemente liegen darin zerstreut zwischen den Leptomteilen. Erst am Grunde der Fruchtknotenhöhle nehmen sie den inneren Rand des Leitbündelringes ein.

Der Leitbündelverlauf bei *Saxifraga aizoides* zeigt starke Ähnlichkeit mit diesem eben geschilderten Verlauf bei *Saxifraga aspera*. Es werden allerdings immer einheitliche Zwischenbündel gebildet. Innerhalb der Querzone lösen sich diese in einzelne Bündel auf, welche sich in zwei Reihen anordnen, die parallel der weiter oben liegenden interkarpellären Spalte gerichtet sind. Es handelt sich offenbar um Andeutungen zu Ventralmedianen. Die Verteilung der Bündelelemente zeigt darin keine Gesetzmäßigkeit. Etwas tiefer nähern sich die Enden dieser Reihen gegenseitig, so daß ein Leitbündelring zustande kommt. Von ihm aus zweigen Bündel ab, die die Plazenten versorgen. Am Grund der fertilen Zone ändert sich die Struktur des Leitbündelringes insofern, als das Hadrom, das bis hier zerstreut im Leptom oder an dessen Peripherie lag, sich an die Innenseite des Leptomringes verlagert. Damit ist die gleiche Struktur erreicht wie im Blütenstiel.

Sektion *Robertsonia* Haw.

Saxifraga cuneifolia L. und *Saxifraga umbrosa* L. sind die beiden untersuchten Vertreter aus dieser Sektion. Die Verwachsung zwischen der Achse und der Außenfläche des Gynoeceums ist sehr gering.

Bei *Saxifraga umbrosa* bilden sich kurze, aber deutliche Ventralmedianen. Von ihrem oberen Ende zweigen, wie bei *Saxifraga aspera*, Bündel ab. Sie versorgen aber nur den unteren Teil der fertilen Plazenta, der obere wird durch kleinere Abzweigungen der Zwischenbündel versorgt. Am Grund der fertilen Zone verlagert sich in den Ventralmedianen

das Hadrom nach dem Zentrum hin. Die so gebauten Bündel verlaufen bis in den Blütenstiel, ohne daß sie ihre Lage verändern würden. Im Blütenstiel selbst sind nur diese zwei Bündel vorhanden, von ihnen zweigen die Stränge ab, die die übrigen Blütenblätter versorgen.

Bei *Saxifraga cuneifolia* vereinigen sich die Lateralia in der peltaten Zone nicht mehr zu einheitlichen Ventralmedianen. Es ist vielmehr ein axiler Strang vorhanden, der etwas tiefer wieder in zwei Gruppen zerfällt und die übrigen Blütenblattbündel aufnimmt.

Sektion *Euaizoonia* Schott.

Saxifraga Aizoon Jacq., *Saxifraga Cotyledon* L. und *Saxifraga Hostii* Tausch gehören u. a. hierher.

Der Fruchtknoten ist in der Blütenknospe von *Saxifraga Aizoon* fast ganz unterständig (Abb. 4, Fig. a). Sein Bau ist der gleiche wie der eines Fruchtknotens der Sektion *Holophylla* (Fig. c) zur Zeit der Anthese. Nur die Griffel sind noch nicht in die Länge entwickelt; sie sind nur als Höcker im Zentrum der flachen Karpellfalte erkennbar.

Bis zur Anthese streckt sich das Zentrum mit den fertilen Plazenten. Die Griffel wachsen stark in die Länge, dadurch tritt die Falte nicht mehr in Erscheinung (Fig. b). Die fertile Zone ragt dann etwas über den Achsenbecher hinaus.

Die Art der inter- und intrakarpellären Verwachsung ist dieselbe, wie sie für *Saxifraga aspera* dargestellt wurde. Leinfellner (12) hat die Verhältnisse bei *Saxifraga Aizoon* untersucht; seiner Beschreibung ist lediglich beizufügen, daß die Lateralia in der peltaten Zone nicht immer zu einheitlichen Ventralmedianen vereinigt sind, sondern auch nur aneinander angelehnt verlaufen können oder sogar sich in einzelne Gruppen auflösen.

Bei *Saxifraga Cotyledon* reicht die Verwachsung des Achsenbechers mit den Karpellen nur bis etwa in die Mitte der fertilen Zone. Eine ringförmige Falte der Karpelle wie bei *Saxifraga Aizoon* fehlt. Das Nektarium ist ein ringförmiger Wulst an der Außenfläche der Karpelle oberhalb der Verwachsung mit dem Achsenbecher.

Sektion *Kabscha* Engl.

Die beiden aus dieser Sektion untersuchten Arten sind *Saxifraga caesia* L. und *Saxifraga sancta*.

Saxifraga caesia besitzt einen vollkommen unterständigen Fruchtknoten. Die Verhältnisse in bezug auf Verwachsung mit der Achse und Nektariumfalte des Karpells sind die gleichen, wie sie für die Sektion *Holophylla* in Abb. 4 und 5 dargestellt worden sind.

Für die inter- und intrakarpelläre Verwachsung gilt das für *Saxi-*

fraga Seguieri Gesagte. Der Leitbündelverlauf ist aber insofern anders, als sich die Zwischenbündel in der intrakarpellär verwachsenen Zone nicht auflösen, sondern bis zum Grund der peltaten Zone ziehen, wo sie in die Bündel des Achsenbechers aufgehen.

Die Plazenta ist bei *Saxifraga caesia* extrem kurz und auf etwa ein Viertel der Länge reduziert, die sie durchschnittlich bei den übrigen Arten aufweist. Sie wird durch ein Bündelpaar versorgt, das von den Zwischenbündeln abzweigt.

Saxifraga sancta zeigt keine Beziehungen zu *Saxifraga caesia*. Sie nähert sich im Bau der Karpelle stark an *Saxifraga Cotyledon* und *Saxifraga rotundifolia*. Bemerkenswert ist hier immerhin, daß auch die *apokarpe Zone* Samenanlagen hervorbringt.

Sektion Porphyron Tausch

Im Gynoeceum von *Saxifraga oppositifolia* L. erstreckt sich die fertile Plazenta bis in die apokarpe Zone hinauf. Ein Ventralmedianus ist nur andeutungsweise ausgebildet. Die Zwischenbündel lösen sich oberhalb der Querzone auf; die entsprechenden zwei Bündel nähern sich dann intrakarpellär. Sie flankieren in der Querzone das aus der Plazenta kommende, genau ventralmedian gelegene Bündel und bilden mit diesem zusammen eine Dreiergruppe. Die Samenanlagen werden außer durch dieses ventralmedian Plazentarbündel auch noch durch fortlaufend von den Zwischenbündeln abzweigende Stränge versorgt.

3. Zusammenfassung

Saxifraga aspera

Es hat sich gezeigt, daß das Gynoeceum von *Saxifraga aspera* eine für verschiedene Arten dieser Gattung typische Form hat. Im folgenden soll kurz noch einmal das Wesentlichste hierüber zusammengefaßt werden, um dann zu einer morphologischen Deutung der Verhältnisse zu gelangen. Auf der so gewonnenen Basis wird es weiter möglich sein, die übrigen Arten der Gattung miteinander in Beziehung zu setzen.

Die Karpelle von *Saxifraga aspera* stellen *peltate Blattorgane* dar. Dies wurde schon oben näher begründet (siehe S. 525). Die Karpelle sind bis über die Mitte miteinander verwachsen. Am Gynoeceum unterscheiden wir sechs Zonen, die einerseits durch die *gestaltlichen Verhältnisse*, anderseits durch ihre *Leitbündelanordnung* charakterisiert sind. In Abb. 8 sind diese Zonen schematisch dargestellt.

In den obersten Zonen (Fig. *a* und *b*) sind die Karpelle *frei*. In der *Narbe* (Fig. *a*) sind die Spreiten flach ausgebreitet, im Griffel (Fig. *b*) dagegen eingerollt, so daß die Ränder ein und desselben Karpells auf-

einanderliegen. Ihre Berührungslinie ist die *Bauchnaht*. Der Hohlraum im Innern des Karpells ist der *Griffelkanal*, der mit der Fruchtknoten-
höhle kommuniziert.

Die beiden Karpelle *verwachsen* in der Zone *c* miteinander, und

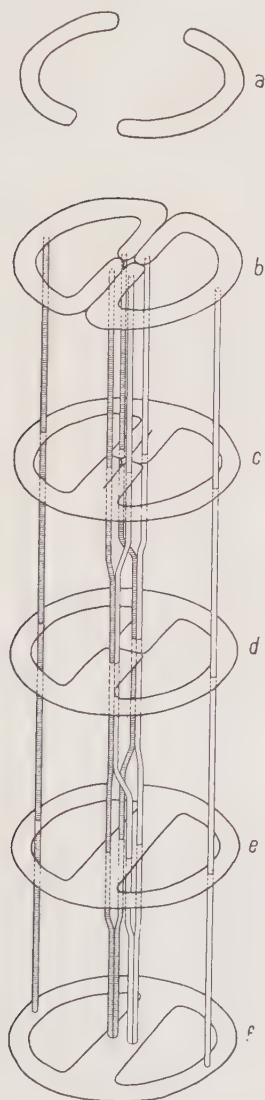


Abb. 8

Saxifraga aspera, schematische Darstellung des Gynoeceumsaufbaues. Leitbündel des einen Karpells schraffiert, die des andern weiß. Weiteres s. Text

zwar vorerst nur *peripher*, so daß die lateralen Spreitenpartien gegen innen immer noch frei sind.

In Zone *d* sind die Spreiten *bis zum Rande* miteinander verwachsen. Durch die Bauchnaht sind die Ränder ein und desselben Karpells von-

einander getrennt. Je zwei seitliche Stränge benachbarter Karpellspreiten verschmelzen miteinander zu einem *Zwischenbündel*.

Zone *e* zeigt die *intrakarpelläre Verwachsung* und damit das Verschwinden der Bauchnaht. Bis hier reicht also von unten her die *ventrale Schlauchwand* der Karpelle. Die Zwischenbündel lösen sich wieder in die beiden *lateralen Stränge* auf.

In Zone *f* schließlich liegt die peltate Zone in typischer Ausbildung vor: *vollständige Verwachsung* der Karpellränder miteinander, die beiden Lateralia ein und desselben Karpells zu *Ventralmedianen* verschmolzen. Die *fertilen Zonen* erstrecken sich bei *Saxifraga aspera* von Zone *c* bis *f*.

Die geschilderten Verhältnisse erlauben uns, folgende Schlüsse über die Gestaltung dieses Gynoeceums zu ziehen :

Das Vorkommen von Zwischenbündeln zeigt, daß *echte Coenokarpie* vorliegt. Im speziellen ist der coenokarpe Abschnitt *synkarp* gebaut, und zwar können darin zwei verschiedene Zonen unterschieden werden:

- a) eine *primär synkarpe* Zone; sie entspricht der peltaten Zone der Karpelle;
- b) eine *sekundär synkarpe* Zone: die Karpellränder liegen in einer Naht aufeinander.

Die *Gestaltung des Einzelkarpells* hat durch die Verwachsung keine Veränderung erfahren, dagegen treten im *Leitbündelverlauf* neue Verhältnisse auf, insofern nämlich, als die lateralen Stränge teilweise zu *Zwischenbündeln* vereinigt sind.

Leinfellner (12) konnte an *Saxifraga Aizoon* eine ähnliche Unterscheidung verschiedener Zonen vornehmen. Meine Untersuchungen haben zu einer etwas verfeinerten Differenzierung seines Schemas geführt. Sie zeigen aber, daß sich jenes Schema auch auf das Gynoeceum von *Saxifraga aspera* anwenden läßt.

Saxifraga im allgemeinen

Es ist nicht leicht, die verschiedenen Längen im Gynoeceum richtig abzuschätzen. Längsschnitte ohne Mikrotom sind wenig instruktiv in bezug auf den Feinbau des Gynoeceums; anderseits ist es schwer, mit dem Mikrotom genau mediane Längsschnitte durch beide Karpelle zu erhalten. Ich bin schließlich so vorgegangen, daß ich mit dem Mikrotom das ganze Gynoeceum in Querschnitte zerlegte. In der Annahme, daß alle Schnitte gleich dick seien, konnten so auch die Längenverhältnisse rekonstruiert werden.

Methode

Um Gynoeceen verschiedener Art und verschiedener Größe miteinander vergleichen zu können, müssen wir einander *nicht die absoluten*,

sondern die *relativen Längen* bestimmter Gynoeceumstrukturen gegenüberstellen. Vergleichbare relative Größen lassen sich aber nur dann ermitteln, wenn sich bei verschiedenen Arten ein konstantes Bezugssystem finden läßt. Im Gynoeceum der Gattung *Saxifraga* treten aber fast alle Größen unabhängig voneinander als Variable auf. Die Gesamthöhe des Gynoeceums als Basis anzunehmen, geht darum nicht, weil der Griffelabschnitt für sich allein bei verschiedenen Arten ganz verschieden gestaltet ist und zudem im Zusammenhang mit Proterandrie und Protogynie im Verlaufe der Anthese ein unterschiedliches Wachstum zeigt.

Es hat sich gezeigt, daß als beste Vergleichsbasis die *Höhe des Fruchtknotens* dient. Der Vorteil dieser Bezugsgröße liegt darin, daß der Fruchtknoten während der Anthese keine Veränderungen mehr erfährt. Das Wachstum der einzelnen Fruchtknotenteile scheint nämlich während dieser Zeit ein isometrisches zu sein. Ein Nachteil ist allerdings der, daß es oft schwer ist, Griffel und Fruchtknoten scharf voneinander abzugrenzen.

Das praktische Verfahren zur Ermittlung der Vergleichswerte gestaltet sich folgendermaßen: Man zählt die Anzahl der Querschnitte, in die mit Hilfe des Mikrotoms der ganze Fruchtknoten zerlegt worden ist. Diese Zahl wird gleich 100 Einheiten gesetzt. Alle übrigen Längenmaße werden dann ebenfalls durch die Anzahl Querschnitte ausgedrückt und nachher auf das Verhältnis Länge des Fruchtknotens = 100 Einheiten bezogen. Einige wichtige Maße sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Auf Grund dieser tabellarischen Darstellung wurden, der besseren Übersichtlichkeit halber, die Schemata gezeichnet, aus denen einzelne Erscheinungen besser zur Darstellung gelangen können.

Peltation

Aus Tab. 1, Kol. *a*, geht hervor, daß die Länge der peltaten Zone sehr verschieden sein kann. Um das zu veranschaulichen, wurde das Schema Abb. 9 entworfen.

In der Tabelle 1 sind die Arten in drei Gruppen eingeteilt, wodurch eine genauere Erfassung der Formen möglich ist. In der ersten Gruppe weist die peltate Zone nur einen *geringen* Umfang auf; sie umfaßt die Arten *Saxifraga pennsylvanica* (Fig. *a*), *stellaris* und *oppositifolia* (Fig. *b*). Eine zweite, die *Übergangsgruppe* (Fig. *c*), leitet zur dritten über, deren Arten durch eine besonders *hohe* Querzone charakterisiert sind (Fig. *d*). *Saxifraga sarmentosa* nimmt allgemein eine mehr oder weniger isolierte Stellung ein; sie wird deshalb keiner Gruppe zugeteilt. Auf ihre Sonderstellung wird später noch einzugehen sein.

Aus der Tab. 1 (Kol. *b*, *c*) ergibt sich weiter, daß parallel mit der Zunahme der peltaten Zone die fertilen Plazenten immer weiter in diese hineinreichen. Bei *Saxifraga pennsylvanica* ist die Querzone noch steril,

bei *Saxifraga stellaris* ragen 3 % der gesamten fertilen Plazenta in die peltate Zone hinein, während es schließlich bei *Saxifraga granulata* 94 % sind. Diese Beziehung zwischen der Länge der Schlauchwand und ihrer Fertilität gilt nicht für *Saxifraga aizoides*, *Saxifraga cuneifolia* und *Saxifraga caesia*. Der Grund dafür ist in den besonderen Plazentarverhältnissen zu suchen.

Tab. 1
Relative Längen verschiedener Gynoeceumsstrukturen bezogen auf:
Länge des Fruchtknotens = 100

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>
<i>pennsylvanica</i>	3	45	0	78	—	—	—
<i>stellaris</i>	35	19	3	53	—	—	—
<i>oppositifolia</i>	38	12	32	69	—	290	—
<i>sarmentosa</i>	49	3	46	70	31	0	48
<i>caesia</i>	47	—2	62	16	—	—	—
<i>cuneifolia</i>	48	—8	78	28	—	—	—
<i>sancta</i>	52	—2	53	74	—2	170	15
<i>rotundifolia</i>	52	—7	64	50	+3	200	17
<i>Cotyledon</i>	56	—8	65	52	+1	150	21
<i>aizoides</i>	55	3	42	40	—3	50	35
<i>aspera</i>	60	—12	71	59	—33	0	51
<i>androsacea</i>	61	—13	77	47	—13	20	38
<i>Aizoon</i>	65	—13	72	61	—17	20	38
<i>muscoides</i>	67	—11	72	53	—10	50	48
<i>umbrosa</i>	66	—16	81	52	—24	20	48
<i>granulata</i>	72	—28	94	68	—36	0	46
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>
	Länge der peltaten Zone	Distanz Mitte der Plazenta bis Beginn der peltaten Zone	Plazenta in der Querzone in % der ganzen Plazenta	Länge der Plazenta	Ende Ventralmedianus bis un-tere Grenze der Plazenta	Übergangszone zu Vm. in % des einheitt. Vm.	Länge des Vm.

Die Länge der Plazenta variiert bei der Gattung innerhalb weiter Grenzen (Kol. *d*). Auffallend und für unsere Betrachtung wichtig ist deren geringer Umfang bei den Arten *aizoides*, *cuneifolia* und *caesia*. Bei *Saxifraga aizoides* muß man annehmen, daß nur innerhalb der peltaten

Zone eine Reduktion der Fertilität stattgefunden hat. Nur dies kann uns die zu geringen Werte für *b*, *c*, *d* und, wie nachher zu zeigen ist, auch für *e* erklären. Nimmt man an, daß diese Reduktion etwa 12 bis 20 Einheiten beträgt, so fügt sich *Saxifraga aizoides* zwangslos in die erste Gruppe ein, wohin sie nach den von der Fertilität unabhängigen Werten ohnehin einzureihen wäre. Sie stellt sich dann ganz in die Nähe von *Saxifraga aspera*, die ebenfalls in die Sektion *Trachyphyllum* gehört.

Über den Leitbündelverlauf in der peltaten Zone geben uns die Werte *e*, *f*, *g* der Tab. 1 und Abb. 9 Aufschluß. Im allgemeinen gilt, daß zwischen der Bedeutung der Querzone für die Versorgung der Samenanlagen einerseits und der Ausbildung des Ventralmedianus anderseits eine Beziehung besteht. Bei den Arten der ersten Gruppe *fehlt* ein Ventralmedianus überhaupt (Kol. *g*, Abb. 9, Fig. *a* und *b*). In der Übergangsgruppe

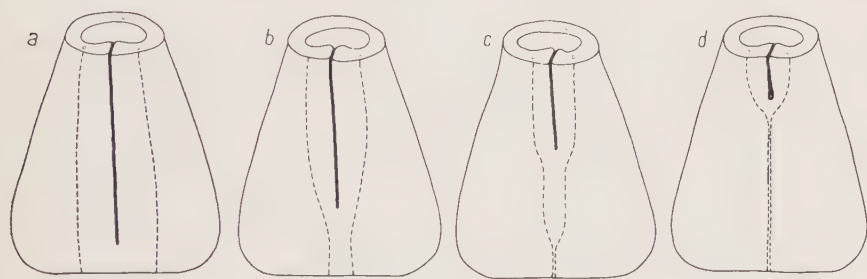


Abb. 9

Schematische Darstellung der Länge der schlauchförmigen Zone und der Bildung ventralmedianer Bündel bei *a* *Saxifraga pennsylvanica*, *b* *Saxifraga oppositifolia*, *c* *Saxifraga Cotyledon* und *d* *Saxifraga aspera*. Weiteres siehe Text

findet sich *nur am Grunde* ein ventralmedianes Bündel (*Saxifraga Cotyledon* [Fig. *c*], *rotundifolia*, *sancta*), das kaum bis zur Höhe der Plazenta hinaufreicht (Kol. *e*). Dagegen sind sich in dieser Gruppe die Lateralia auf einer langen Strecke ventralmedian *genähert*, bevor sie auseinanderweichen und zu Zwischenbündeln zusammenschließen (s. Abb. 3, Fig. *d*). Offenbar steht die *Ausbildung des Ventralmedianus nicht direkt mit der Länge der Querzone*, sondern vielmehr mit der *Länge der Plazenten* in der Querzone in Beziehung, wie sich aus den beiden Arten *Saxifraga cuneifolia* und *caesia* ergibt. Bei *Saxifraga caesia* lösen sich nämlich die Zwischenbündel überhaupt nicht auf, sondern ziehen durch die peltate Zone hindurch (bei *Saxifraga cuneifolia* sind sie sich nur *genähert*). In der Gruppe mit starker Peltation schließlich zieht ein *wohl ausgebildeter Ventralmedianus* (Kol. *g*, Fig. *d*) bis weit in die Plazenta hinein (Kol. *e*). Die Übergangszone zwischen Ventralmedianus und Zwischenbündel ist dabei kurz (Kol. *f*). Daß sich bei *Saxifraga sarmentosa* trotz verhältnis-

mäßig geringer Peltation (Kol. *a* und *c*) ein einheitlicher Ventralmedianus durch die ganze Querzone hinzieht (Kol. *g*), mag seine Erklärung im Fehlen von Zwischenbündeln (siehe S. 533) finden, so daß keine Übergangszone vorhanden sein kann.

Mit der Peltation im Zusammenhang steht die *Versorgung der Samenanlagen* mit Leitbündeln (Abb. 10). Bei den stark peltaten Formen (Fig. *a*) tritt an der Stelle, wo sich der Ventralmedianus auflöst, ein starker Strang in die Plazenta ein und teilt sich bald in zwei Äste, die ausschließlich die Samenanlagen versorgen. Die beiden Äste reichen bei *Saxifraga trifurcata* bis in die Griffelregion und verschmelzen dort mit den Lateralia. Dieser Plazentarstrang ist auch in der Übergangsgruppe (Fig. *b*) nachweisbar, mit dem Unterschied allerdings, daß er hier bedeutend schwächer ausgebildet ist. Die Versorgung der Samenanlagen findet hier daneben auch noch durch direkt von den Lateralia oder den Zwi-

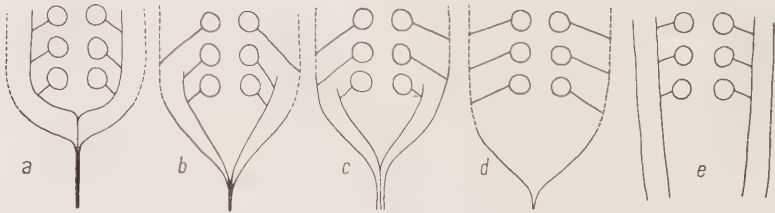


Abb. 10

Schema zur Erläuterung des Verlaufes der Lateralia und der Versorgung der Samenanlagen durch Leitbündel. Zwischenbündel gestrichelt. *a* *Saxifraga aspera*, *b* *Saxifraga Cotyledon*, *c* *Saxifraga oppositifolia*, *d* *Saxifraga cuneifolia*, *e* *Saxifraga pennsylvanica*

schenbündeln abgehende Stränge statt. Bei *Saxifraga oppositifolia* (Fig. *c*) ist das ventralmediane Plazentarbündel ganz schwach ausgebildet. Es zieht gesondert bis zum Grunde, während die Lateralia lediglich daran angelehnt sind. Die Samenanlagen werden hauptsächlich von den Lateralia oder den Zwischenbündeln her versorgt. Bei *Saxifraga cuneifolia* und *stellaris* (Fig. *d*) kommt nur diese Art der Versorgung der Samenanlagen vor. *Saxifraga pennsylvanica* (Fig. *e*) schließlich zeigt einen eigenen, von den Lateralia getrennten Plazentarstrang, der allerdings nicht regelmäßig ausgebildet ist.

Es ist hier noch nicht der Ort, auf eine Deutung dieses eben erwähnten Plazentarstranges einzugehen. Sie wird sich nach der Darstellung der übrigen synkarpen Gattungen überzeugender darlegen lassen.

Verwachsung der Karpelle

Um in einem coenokarpen Gynoeceum den Grad der interkarpellären Verwachsung festzustellen, können wir von zwei Beobachtungstatsachen ausgehen :

1. Welchen Anteil am ganzen Fruchtknoten machen die verwachsenen Abschnitte aus ?

In diesem Falle ist aber *nicht nur die Länge, sondern auch die Breite* der verwachsenen Spreitenteile zu betrachten. Letztere kann uns nämlich Auskunft über die Innigkeit der Verwachsung zwischen den Karpellen geben. Wie das bereits bei der Besprechung der einzelnen Arten erwähnt wurde, können die Karpelle entweder nur peripher untereinander Kontakt haben, oder so, daß keine interkarpelläre Spalte mehr vorhanden ist.

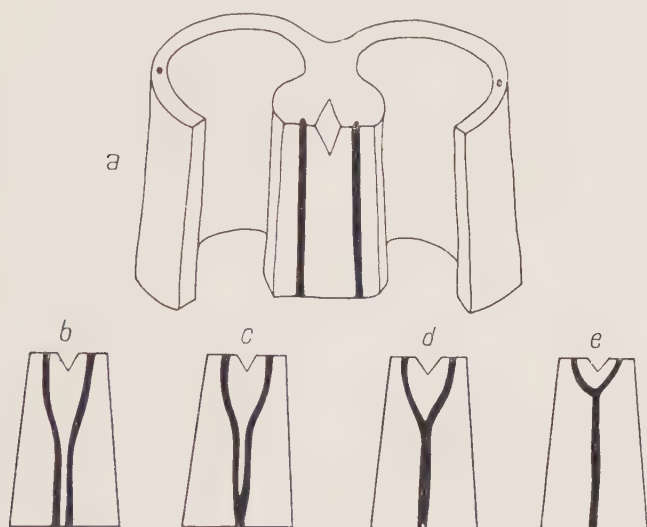


Abb. 11

Der Zusammenschluß der lateralen Bündel zu Zwischenbündeln, schematische Darstellung, a *Saxifraga sarmentosa*, b *Saxifraga aizoides*, c *Saxifraga Cotyledon*, d *Saxifraga oppositifolia*, e *Saxifraga aspera*

2. Wie verhalten sich die Leitbündel in den verwachsenen Zonen, insbesondere treten sie zueinander in Beziehung ?

In der primär synkarpen Zone findet man in der Regel die Ventralmedianen. Ihre Ausbildung ist im Zusammenhang mit der Plazentation auf S. 541 dargestellt. Auf Grund der Ventralmedianen kann über die Coenokarpie nichts ausgesagt werden. Höchstens ihre gegenseitige Annäherung, wie sie bei *Saxifraga sarmentosa* und *rotundifolia* beschrieben wurde, kann im Sinne einer interkarpellären Vereinigung gedeutet werden. Dagegen ist in der sekundär synkarpen Zone der Verlauf der lateralen Bündel, bzw. ihre Ver-

schmelzung zu Zwischenbündeln, Ausdruck einer starken Verschmelzung der Karpelle. Er ist in Abb. 11 dargestellt.

Bei *Saxifraga sarmentosa* (Fig. a) finden sich *keine Andeutungen* zu Zwischenbündeln. Bei andern Arten (Fig. b und d) nähern sich stufenweise die Lateralia immer mehr und *vereinigen* sich schließlich. Das Endstadium (Fig. e) ist bei *Saxifraga aspera* erreicht, wo die Lateralia ohne lange Übergänge in der sekundär synkarpen Zone miteinander verschmelzen.

Speziell hervorgehoben sei noch, daß die *Leitbündelanordnung* und die *gestaltlichen Verhältnisse nicht übereinzustimmen brauchen*. Bei *Saxifraga sarmentosa* zum Beispiel findet man einen langen sekundär synkarpen Abschnitt, der auch 54 % der gesamten fertilen Plazenta enthält; trotzdem zeigt er keine Andeutung von Zwischenbündeln. Bei *Saxifraga granulata* umgekehrt ist derselbe Abschnitt kaum halb so groß. Seine Ränder tragen nur 6 % der fertilen Plazenten. Unmittelbar unterhalb der Verwachsung der Karpelle werden einheitliche Zwischenbündel gebildet.

Es liegt nahe, im Verhalten der Leitbündel in der sekundär synkarpen Zone den Ausdruck der Innigkeit der Verwachsung zwischen den beiden Karpellen zu erkennen. Auf diese Deutung macht schon E a m e s (3) aufmerksam. Unsere Untersuchung hat diese Auffassung bestätigt, andererseits ist aber darauf hinzuweisen, daß die Beispiele, die er zur Bekräftigung seiner Ansichten erwähnt, ungünstig gewählt sind. *Saxifraga pennsylvanica* zeigt eine minime coenokarpe Zone, könnte also aus gestaltlichen Gründen keine Zwischenbündel bilden. Von *Saxifraga aizoides* zeichnet E a m e s nur ein Übergangsstadium, das in allen Gynoeceen mit einheitlichen Zwischenbündeln zu finden sein muß. Zu diesen gehört aber auch *Saxifraga aizoides*, was E a m e s unberücksichtigt läßt.

Rand und Plazentation

Die Gewebe der morphologischen Unter- und Oberseite sind histologisch verschieden differenziert. Die beiden Epidermen wurden bei der Beschreibung von *Saxifraga aspera* in der Narbenregion bereits charakterisiert. Durch den ganzen Fruchtknoten läßt sich diese Differenzierung in der Nähe des Randes verfolgen.

Die randnahen Partien sind bei allen *Saxifraga*-Arten gleich gebaut. Wir können daran zwei Ausbuchtungen unterscheiden (vgl. Abb. 1, Fig. e bis g, 2. b bis d, 6, a und b, 7 b). Die äußere Ausbuchtung entspricht dem *Karpellrand sensu strictu*. Sie ist histologisch durch das Aneinandergrenzen der beiden verschiedenen Epidermen gekennzeichnet. Daß der eigentliche Rand in dieser Zone gelegen ist, geht daraus hervor, daß die intrakarpelläre Verwachsung immer von hier aus erfolgt und erst nachher auf die plazentären Bezirke übergreift.

Die zweite Ausbuchtung liegt im Bereich der morphologischen Oberseite; sie ist nicht immer gegen die erste scharf abgegrenzt. Sie bildet mit ihren kleinen, plasmaarmen Zellen im Griffel das *Pollenleitgewebe* und schwellt im Fruchtknoten zur *Plazenta* an.

Durch das Auffinden des eigentlichen Karpellrandes ergibt sich die Möglichkeit, zwei Schlüsse zu ziehen :

1. Die Ränder stoßen direkt aufeinander, sie springen also nicht ins Innere der Fächer vor.
2. Die Plazenten stehen *nicht marginal*, sondern *submarginal*.

Zu diesen beiden Schlüssen kommt auch S p r o t t e (18) auf Grund histogenetischer Untersuchungen an den freien Karpellen verschiedener Arten.

G. J u h n k e und H. W i n k l e r (11) finden die Saxifragaceen « laminaler » Plazentation verdächtig. Diese Art der Plazentation soll allerdings nur eine scheinbare sein; typologisch führen sie sie auf die marginale zurück. Sie glauben, daß ihnen das möglich sei mit Hilfe einer rein hypothetischen Ableitung. Danach käme die laminale Plazentation dadurch zustande, daß « bei der Einwölbung des Karpells die Außenflanke stärker wächst als die Innenseite, so daß der eigentliche Rand in das Innere des Ovars zu liegen kommt und als Teil der Innenfläche erscheint » (S. 294) oder daß langgestielte marginale Plazenten auf die Innenfläche der Karpelle umgeschlagen werden.

Alle die von G. J u h n k e und H. W i n k l e r aufgeführten Fälle lassen sich aber zwangslos auch mit laminaler bzw. submarginaler Plazentation erklären, so daß wir sie über die komplizierte hypothetische Ableitung gar nicht erst auf die marginale zurückführen müssen, um die gemeinsamen Züge der verschiedenen Plazentationsweise zu erkennen. Dasselbe gilt für die Stellung der Samenanlagen an der Querzone, für deren Zurückführung auf die marginale Stellung sie eine ganz unhaltbare Hypothese aufstellten.

Blütenachse

Der Blütenboden ist bei allen *Saxifraga*-Arten *verbreitert* und legt sich *vollständig* an das Gynoeceum an. Die Höhe dieses Achsenbechers ist bei den einzelnen Arten verschieden. Einige Beispiele mögen diese Verhältnisse erläutern (Abb. 12).

Bei *Saxifraga cuneifolia* (Fig. a) bildet die Blütenachse einen flachen Teller, dem das Gynoeceum aufsitzt. Bei *Saxifraga stellaris* (Fig. b) ist die Achse im Zentrum etwas stärker vertieft und das Gynoeceum in diese Vertiefung hineinversenkt. Das Gynoeceum von *Saxifraga sarmen-tosa* (Fig. c) wird noch weiter hinauf von einem Achsenbecher umschlossen als *Saxifraga stellaris*. *Saxifraga Sequieri* (Fig. d) schließlich zeigt das Endstadium dieser Progression. Der ganze Fruchtknoten ist in den Achsenbecher hineinversenkt, und nur die Griffeläste ragen frei

daraus heraus. Die gleichen Verhältnisse findet man auch bei den übrigen Arten aus der Sektion *Dactyloides*.

Die dorsalmedianen Karpellbündel sind in der ganzen Länge des Achsenbechers mit den Achsenbündeln vereinigt. Oben treten meist von einem Punkt aus die Bündel in die Kelch-, bzw. Kronblätter, Stamina und Fruchtblätter ein. Kleinere Abweichungen ergeben sich dadurch, daß die Karpellbündel eine kurze Strecke gemeinsam mit den Staubblattbündeln verlaufen oder daß sich die Karpellbündel etwas unterhalb der andern Bündel aus dem Verband der Achsenbündel lösen.

Abb. 12 zeigt auch, daß der Übergang des Griffels in den Fruchtknoten verschieden sein kann. Bei *Saxifraga cuneifolia* und *stellaris* (Fig. *a* und *b*) ist dieser Übergang ein kontinuierlicher, während Griffel und Fruchtknoten bei *Saxifraga sarmentosa* und *Sequieri* (Fig. *c* und *d*) scharf voneinander abgesetzt sind. Sehr oft findet man diese Gestaltung

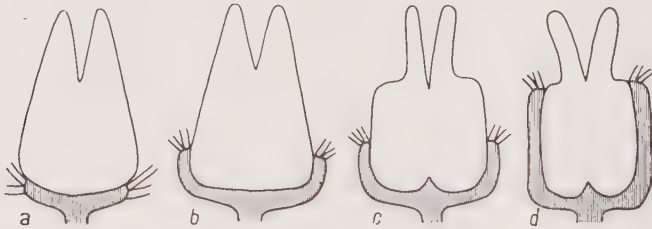


Abb. 12

Schematische Darstellung der Länge des Achsenbechers, *a* *Saxifraga cuneifolia*, *b* *Saxifraga stellaris*, *c* *Saxifraga sarmentosa*, *d* *Saxifraga Sequieri*

bei Arten mit ganz unterständigem Fruchtknoten. Es besteht aber keine Beziehung zwischen diesen beiden Erscheinungen, wie *Saxifraga sarmentosa* zeigt. Hier ist Griffel und Fruchtknoten voneinander abgesetzt, trotzdem der Fruchtknoten nicht ganz in den Achsenbecher versenkt ist.

II. Übrige Gattungen

Unterfamilie Saxifragoideae

Tribus Saxifrageae

Astilbe

Der Blütenstand ist eine zusammengesetzte Traube. Die vielen kleinen Blüten sitzen je in der Achsel eines Tragblattes. Ein größeres und ein kleineres Vorblättchen leiten zum quincuncialen Kelch über. Das zweite Kelchblatt steht genau adaxial. Die Symmetrale der beiden Karpelle geht durch dieses Kelchblatt. Das adaxiale Karpell ist etwas höher inseriert als das abaxiale.

Der Bau des Gynoeceums sei am Beispiel von *Astilbe grandis* Stapf. in Abb. 13 dargestellt. Die Griffel gehen kontinuierlich in den Fruchtknoten über. Fig. a zeigt einen Querschnitt durch den obersten Teil des Fruchtknotens. Die Karpelle sind untereinander frei, ihre Ränder leicht nach innen eingerollt, so daß die eigentliche Randlinie nicht direkt entlang der interkarpellären Spalte verläuft, sondern etwas ins Innere der Fruchtknotenhöhlung verlagert ist. Dies kommt besonders schön auf einem tieferen, bereits durch die peltate Zone geführten Schnitt zum



Abb. 13

Astilbe grandis, Fruchtknotenquerschnitte. Vergr. 30fach

Ausdruck (Fig. c). Die intrakarpelläre Verwachsung geht hier nämlich nicht vom Zentrum zwischen den beiden Karpellen aus, wie das bei allen *Saxifraga*-Arten gezeigt wurde; sie erfolgt vielmehr so, daß ein kleiner Rest der intrakarpellären Spalte im Zentrum erhalten bleibt.

Die Achse ist schüsselförmig gestaltet; sie umgibt den Fruchtknoten bis etwa in halbe Höhe hinauf. Die interkarpelläre Spalte erhält sich aber auch in diesem berindeten Teil noch vollständig (Fig. c), oder dann erkennt man in der peripheren Fortsetzung der Spalte eine deutliche Nahtlinie. Aus diesen Tatsachen dürfen wir auf die apokarpe Struktur

dieser Zone schließen; der Zusammenhang der Karpelle untereinander wird hier nur durch Vermittlung des Achsengewebes hergestellt. Erst auf einem tieferen Schnitt (Fig. *d*) verschwinden die intra- und die interkarpelläre Spalte. Zwischen dem Dorsalmedianus und den Lateralia treten eine Anzahl kleinerer Bündel in die Karpellspreite ein (Fig. *a*). Sie verlaufen im unterständigen Teil des Fruchtknotens bis fast zum Grunde getrennt von den Achsenbündeln (Fig. *d*).

Die *Samenanlagen* sind zur Hälfte in der Querzone inseriert. Ihre Versorgung mit Leitbündeln erfolgt durch ein Plazentarbündel. Es entspringt am Grunde der Lateralia und verläuft genau ventralmedian im Karpell (Fig. *e*). Im obern Teil der Querzone verzweigt es sich dann fächerartig. Eine Deutung dieser Verhältnisse wird auf S. 553 folgen. Zu den apikalen Samenanlagen führen zudem noch eigene Bündel direkt von den Lateralia aus.

Nennenswerte Abweichungen von diesem Bau finden sich bei den andern untersuchten Arten dieser Gattung, *Astilbe japonica* Morr. et Dene. und *Astilbe simplicifolia* Makino, nicht.

Rodgersia

Der Blütenstand ist zymös gebaut. Vorblättchen sind vorhanden oder können fehlen. Meist steht die Symmetrale der Karpelle transversal, und deren abaxiale und adaxiale Seiten sind nicht genau symmetrisch gebaut. Als Beispiel soll *Rodgersia podophylla* A. Gray dargestellt werden (siehe Abb. 14).

Die Narben sind nicht, wie bei *Saxifraga aspera*, löffelartig, sondern bilden ein kleines *Köpfchen* am Ende des Griffels. Im Querschnitt durch die oberste Griffelpartie (Abb. 14, Fig. *a*), erkennt man, daß das Karpell an seiner Spitze flach ausgebreitet ist. Wir unterscheiden darin zwei verschiedene Gewebetypen. Der erste, an der morphologischen Oberseite, besteht aus papillösen, plasmareichen Zellen, die überall Interzellularen zwischen sich frei lassen. Der zweite Gewebetypus nimmt die morphologische Unterseite ein. Er besteht aus plasmaarmen Zellen, die höchstens durch kleine Interzellularen voneinander getrennt sind.

Weiter unten (Fig. *b* und *c*) rollt sich das Karpell immer mehr ein, der dabei zu erwartende Hohlraum wird aber durch das Papillengewebe vollständig ausgefüllt. Schließlich berühren sich die Karpellränder sogar intrakarpellär, ohne daß eine Naht die Grenzlinie scharf markieren würde. Das Pollenleitgewebe, das hier als die Fortsetzung des Papillengewebes erscheint, erfüllt einen Kanal (Fig. *d*). Erst noch tiefer unten dringt das Pollenleitgewebe bis zur Oberfläche, so daß sich dieser Kanal wieder zur Rinne weitert (Fig. *e*). Am Grunde der Rinne zeigt sich bald ein Hohlraum im Pollenleitgewebe (Fig. *f*), der sich allmählich zur Fruchtknotenhöhle erweitert (Fig. *g* bis *i*).

Aus den Verhältnissen, wie wir sie in Fig. *h* antreffen, geht mit aller Deutlichkeit hervor, daß die Plazentation submarginal ist. Wir erkennen am Ausgang der Rinne die eigentlichen Karpellränder, in deren Nähe ein Leitbündel verläuft. Im Bereich des Randes stoßen das Gewebe der morphologischen Oberseite und das der Unterseite aufeinander. Etwas weiter innen gewinnt das Gewebe der Oberseite mit den plasmareichen Zellen an Umfang, füllt dort eine kleine Ausbuchtung des Karpells aus. Noch weiter gegen die Fruchtknotenhöhle überzieht es Leisten, die aus dem großzelligen Gewebe gebildet werden. Diese Leisten schwellen nach unten immer mehr an und tragen die Samenanlagen. Die randnahen Zonen der morphologischen Oberseite zeigen hier also den genau gleichen

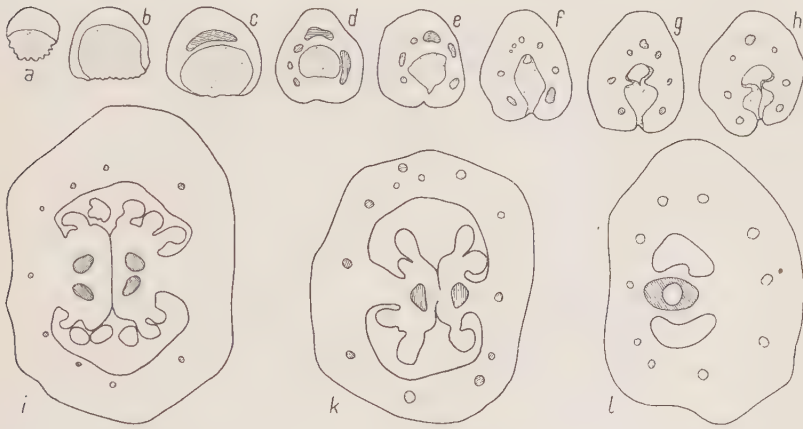


Abb. 14

Rodgersia podophylla, Gynoeceumsquerschnitte, Narbengewebe bzw. Leitgewebe für die Pollenschläuche. Vergr. 46fach

Bau, wie er in der Gattung *Saxifraga* zu erkennen war. Es wurden auch dort drei Zonen unterschieden : Rand, sterile Zone, Plazenta. Es bleibt noch zu erwähnen, daß entlang der Plazentarleiste ein Leitbündel verläuft.

Die übrige Struktur des Gynoeceums erinnert stark an die Verhältnisse bei *Saxifraga*. Die Verwachsung zwischen den beiden Karpellen reicht bis etwa in das obere Drittel der fertilen Zone. Die Samenanlagen entspringen also zum Teil in der apokarpen Zone. Der unterste Teil der Plazenta reicht bis an den oberen Rand der schlauchförmigen Zone hinab (Fig. *k*). Die lateralen Bündel vereinigen sich am Grunde der fertilen Zone zu Zwischenbündeln (Fig. *k*). Trotzdem die Fruchtblätter intrakarpellär verwachsen sind (Fig. *k* und *l*), kommt es nicht zur Bildung von ventralmedianen Strängen. Die Zwischenbündel vereinigen sich an der Basis derart miteinander, daß ein Leitbündelrohr entsteht (Fig. *l*),

Die Samenanlagen werden durch kleine, fortlaufend aus den Zwischenbündeln und den Lateralia entspringende Stränge versorgt.

Rodgersia sambucifolia Hemsl. unterscheidet sich von der eben besprochenen Art durch die kürzere Querzone. Die Plazenten reichen nicht bis in diese Zone hinab.

Bergenia

Die Gattung kommt in unseren Gärten mit verschiedenen Arten vor, meist findet man allerdings nur *Hybriden*. Die Ausbildung der Gynoeceen kann von Blüte zu Blüte stark variieren. Dies trifft besonders für die



Abb. 15
Bergenia ciliata, Querschnitte durch ein Gynoeceum.
Vergr. 15fach

Zahl der am Aufbau des Gynoeceums beteiligten Karpelle zu. Meist sind zwei Karpelle vorhanden, oft können es aber auch deren drei oder vier sein. Die Ästivation ist unregelmäßig oder quincuncial. Im letzteren Falle stellt sich bei zwei Karpellen die Gynoeceumssymmetrale in die Richtung durch das erste bis dritte Kelchblatt. Ist die Karpellzahl vergrößert, so bleiben diese Symmetrieverhältnisse erhalten. Bei drei Karpellen steht ein gefördertes Kelchblatt genau zwischen Kelchblatt 1 und 3 und zwei geminderte Karpelle auf der andern Seite. Sind vier Karpelle vorhanden, so liegen zwei geförderte genau in der eben bezeichneten Symmetralen, die beiden andern sind zum Teil nur rudimentär und liegen seitlich.

Bergenia ciliata (Abb. 15) soll als Vertreter dieser Gattung im folgenden eingehender besprochen werden. — Die *Blütenachse* ist ein fla-

cher Teller, an dessen Rand die Blütenblätter inseriert sind. Das Gynoeceum sitzt dem Centrum dieses Tellers auf.

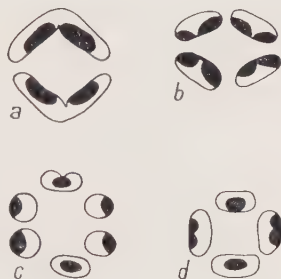
Die beiden Karpelle verwachsen untereinander erst im unteren Teil der fertilen Zone (Fig. *d*). Abweichend von den bis anhin besprochenen Arten erfolgt die Verwachsung hier nicht zuerst peripher, sondern etwas mehr gegen das Zentrum hin, so daß am coenokarpen Teil des Fruchtknotens außen zwei tiefe Rinnen bis fast zum Grunde führen. Das histologische Bild in der interkarpellär verwachsenen Zone ist aber das gleiche wie bei *Saxifraga*, d. h. es ist keine Naht erkennbar. Intrakarpellär verwachsen die Ränder erst an der sterilen Basis der Fruchtknotenhöhle (Fig. *f*).

Auf allen Querschnitten ist deutlich die submarginale Stellung der Plazenta zu erkennen (Fig. *a* bis *d*).

Die Leitbündel zeigen einen ganz ähnlichen Verlauf wie bei *Saxifraga stellaris*. Die Spreite wird von etwa sieben Bündeln versorgt. Die

Abb. 16

Bergenia ciliata, Schema zur Erläuterung des Leitbündelverlaufes am Grunde des Fruchtknotens. Näheres s. Text



beiden äußersten Bündel jedes Karpells nähern sich in der peltaten Zone so, daß sie nur noch durch etwa eine Zellschicht getrennt sind oder ganz verschmelzen. Abb. 16, Fig. *a* bis *d*, zeigt schematisch die Struktur der Leitbündel in der Querzone. Hadromelemente sind hier, wohl im Zusammenhang mit der Größe dieses Gynoeceums, besonders deutlich ausgebildet, so daß sie genauer verfolgt werden können. Im Querschnitt von Fig. *a* sind zwei Lateralialia seitlich interkarpellär vereinigt. Es entstehen auf diese Weise im Querschnitt sichelförmige Bündel. Ihrer Entstehung nach müssen sie als Zwischenbündel bezeichnet werden. Hadromelemente, die aus verschiedenen Lateralialia stammen, sind in ihnen aber noch getrennt.

Am Grunde der Fruchtknotenhöhle finden nun Umlagerungen im Leitbündelverlauf statt. Die sichelförmigen Bündel zerfallen in einzelne Stränge (Fig. *b* und *c*). Diese Stränge vereinigen sich etwas tiefer unten wieder. Es werden auf diese Weise vier Bündel gebildet. Zwei davon liegen in der ventralen Mittellinie des Karpells. Sie vereinigen in sich Elemente aus beiden Zwischenbündeln. Das Hadrom liegt nach der Fruchtknotenhöhle zu gerichtet. Lage und Struktur dieser Bündel erlau-

ben es, auf Ventralmediani zu schließen. Anders liegen die Verhältnisse mit den beiden andern Bündeln in Fig. *d*. Ihre Lage ist diejenige von Zwischenbündeln, das Hadrom ist in ihnen rings von Leptom umgeben.

Abb. 16 zeigt nur ein Schema. In Wirklichkeit sind die einzelnen Stränge nicht scharf gegeneinander abgegrenzt. Klar zeichnen sich diese Verhältnisse nur bei der Verfolgung der Hadromelemente ab.

Es liegen somit am Grunde der Fruchtknotenhöhle die folgenden interessanten Verhältnisse vor: Die lateralen Bündel lösen sich in Stränge auf, von denen sich die einen zu Zwischenbündeln, die andern zu Ventralmedianen zusammenlagern.

Peltiphyllum

Querschnitte durch das Gynoeceum von *Peltiphyllum peltatum* G. sind in Abb. 17 dargestellt.

Die Karpellränder sind im *Griffelabschnitt* intrakarpellär verwachsen. Der Griffelkanal ist durch das Pollenleitgewebe ausgefüllt. Die Ver-



Abb. 17

Peltiphyllum peltatum, Querschnitte durch den Fruchtknoten.
Vergr. *a* und *b* 20-, *c* und *d* 16fach

hältnisse sind hier gleich wie bei *Rodgersia*, sie wurden schon dort eingehend dargestellt (siehe Abb. 14).

Der *Fruchtknoten* ist etwa zur Hälfte in den Achsenbecher hinein versenkt. Bisweilen greifen die Karpellränder in den oberen Zonen etwas übereinander. Die Verwachsung der Karpelle untereinander reicht nicht bis zum Rand des Achsenbechers. Es ist also eine Zone vorhanden, in der die Verbindung der Karpelle untereinander nur durch Achsengewebe erfolgt (Fig. *a*). Es werden keine Zwischenbündel gebildet, sondern die lateralen Bündel verlaufen im ganzen Gynoeceum getrennt voneinander. Die schlauchförmige Basis ist nur ganz gering entwickelt. Die ganze Gestaltung des Gynoeceums erinnert stark an die Verhältnisse bei *Saxifraga pennsylvanica*.

Die Samenanlagen werden durch je einen Leptomstrang in jeder Plazenta versorgt (Fig. *a* und *b*). Am Grunde des Fruchtknotens nähern sich diese Plazentarbündel in den einen Gynoeceen, in andern dagegen vereinigen sie sich zu einem zentralen Bündel. Dieses löst sich etwas tiefer wieder in vier einzelne Stränge auf, welche mit den lateralen Bündeln verschmelzen. Das Auftreten und der Verlauf der Plazentarbündel ist sehr unregelmäßig. Wie das Beispiel von Abb. 17 zeigt, können bisweilen auch nur drei solcher Bündel vorhanden sein.

Saxifraga

(Siehe Einführung S. 522)

Rückblick auf die Gattungen Astilbe bis Saxifraga

Vor der Beschreibung weiterer Gattungen rechtfertigt es sich, das bereits Gesagte nochmals kurz zusammenzufassen und vergleichend auszuwerten. Die bis anhin besprochenen Gattungen bilden nämlich innerhalb der Tribus *Saxifrageae* gegenüber den folgenden Gattungen eine geschlossene Gruppe: Die Fruchtknoten dieses « *Saxifraga*-Kreises » zeigen *geschlossene* Karpellform, d. h. die Spreiten sind eingerollt. Sie weisen zudem eine mehr oder weniger *stark entwickelte Querzone* auf.

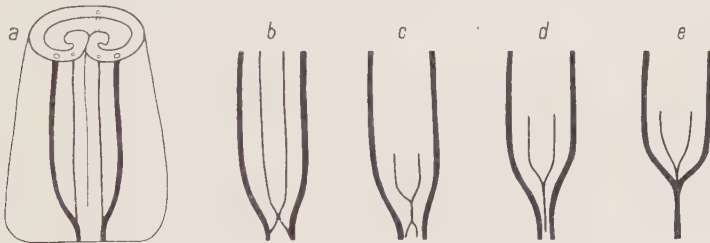


Abb. 18

Schema zur Erläuterung der Bildung eines Ventralmedianus aus den lateralen Strängen. *a* *Saxifraga pennsylvanica*, *b* *Pettiphyllum*, *c* *Astilbe*, *d* *Saxifraga oppositifolia*, *e* *Saxifraga aspera*

In Abb. 18 ist schematisch der Verlauf der wichtigsten Leitbündel in den Karpellen der bis anhin besprochenen Gattungen dargestellt. Bei *Saxifraga pennsylvanica* (Fig. *a*) erkennt man neben dem Dorsalmedianus noch in jeder Spreitenhälfte je ein Paar weiterer Bündel. Der dem Dorsalmedianus zunächst liegende Strang enthält Hadrom- und Leptomlemente, der randnähere dagegen nur Leptom. Letzterer wurde als Plazentarstrang bezeichnet, von ihm aus werden die Samenanlagen versorgt (siehe S. 525). Im Interesse einer klaren Unterscheidung dieser Bündel der Karpellspreite soll das dem Dorsalmedianus benachbarte als L_1 , das entferntere als L_2 bezeichnet werden.

Bei *Peltiphyllum* (Fig. b) können am Grunde die L_2 eines Karpells im Zentrum genähert oder sogar miteinander vereinigt sein. Das Verschmelzungsprodukt ist dann ein genau ventralmedian gelegenes Bündel, das natürlich nur im schlauchförmigen Teil des Karpells zur Ausbildung kommen kann. Verschmelzen auch diese ventralmedianen Bündel beider Karpelle miteinander, so entsteht ein zentraler Strang. Während der Verlauf der L_2 bei *Peltiphyllum* am Grunde sehr variabel ist, treten sie bei *Astilbe* (Fig. c) stets zu einem ventralmedianen Bündel zusammen.

Die Verhältnisse bei den stark peltaten Arten von *Saxifraga* leiten sich ohne weiteres von denjenigen bei *Astilbe* ab. Fig. d zeigt das Karpell von *Saxifraga oppositifolia*. In der ventralmedianen Mittellinie erkennt man wieder das L_2 -Verschmelzungsprodukt. An dieses Bündel legen sich nun auch die L_1 seitlich an, ohne zunächst mit ihm zu verschmelzen. Dies tritt erst bei der in Fig. e dargestellten *Saxifraga aspera* ein. Der Ventralmedianus dieser und noch vieler anderer *Saxifraga*-Arten ist also ein Verschmelzungsprodukt aller lateralen Bündel im Karpell. Im oberen Teil der Querzone löst er sich wieder in seine vier Bestandteile auf. Wie bei der Besprechung von *Saxifraga aspera* erwähnt wurde (S. 525), tritt an dieser Stelle genau ventralmedian ein Strang in die Plazenta ein und verzweigt sich dort in zwei Äste. Dieses Bündel entspricht den miteinander verschmolzenen L_2 . Die L_1 treten an dieser Stelle einzeln in Erscheinung, vereinigen sich aber etwas weiter oben mit den entsprechenden Bündeln des andern Karpells zu Zwischenbündeln.

Das Karpell wird also in den meisten Fällen von fünf Leitbündeln durchzogen, die unter sich zunehmende Vereinigung in der ventralmedianen Mittellinie zeigen.

Man könnte vermuten, daß die L_2 infolge ihrer Lage im Karpell hauptsächlich Bedeutung haben zur Versorgung derjenigen Samenanlagen, die möglichst nahe der ventralen Mittellinie liegen. Dies trifft ganz besonders zu für Samenanlagen an einer Querzone, während, infolge der submarginalen Plazentation, Samenanlagen in der impeltaten Zone auch dem L_1 zugänglich sind. Tatsächlich nimmt, wie schon früher (S. 542) gezeigt wurde, die Ausbildung des ventralmedianen Plazentarbündels zu mit der zunehmenden Verlagerung der Samenanlagen in die Querzone. Wenn die L_2 bei den Formen ohne Samenanlagen in der Querzone wie bei *Saxifraga pennsylvanica* und *Peltiphyllum* trotzdem erhalten sind, so könnte das mit der bedeutenderen Breite dieser Karpelle erklärt werden. Diese Zusammenhänge müßten natürlich an einem viel umfangreicheren Material geprüft werden, um etwas Sicheres aussagen zu können.

Heuchera

Aus dieser Gattung standen mir die Arten *Heuchera americana* L., *villosa* Michx. und *sanguinea* Engelm. zur Verfügung. Sie stimmen im Bau des Gynoceums im wesentlichen überein. Dieser soll am Beispiel

von *Heuchera americana* durch den Längsschnitt und die Querschnitte in Abb. 19 dargestellt werden.

Das Gynoeceum ist kaum bis zur Mitte der fertilen Zone in den Achsenbecher hinein versenkt (Fig. a). Dieser ist trichterförmig gestaltet: an seinem freien Rand sind die Blütenblätter inseriert. Am Übergang des Fruchtknotens in den Achsenbecher ist ein Ringwall vorhanden, analog



Abb. 19

Heuchera americana, a Längsschnitt, b bis k Querschnitte durch ein Gynoeceum.

Vergr. a 12-, b und c 46-, d bis i 25fach

demjenigen von *Saxifraga Sequieri*, *muscoïdes* und *Aizoon*. Ein Unterschied besteht lediglich darin, daß der Ringwall in der Gattung *Saxifraga* auf dem Dach des Fruchtknotens gebildet wird, während er hier etwa in halber Höhe steht. Der Fruchtknoten geht nach oben kontinuierlich in den lang ausgestreckten Griffel über.

Die Narbe zeigt keinerlei Besonderheiten. Im Griffel sind die Ränder intrakarpellär verwachsen, und der entstehende Hohlraum ist durch Gewebe der morphologischen Oberseite ausgefüllt. Die Verhältnisse sind

die gleichen, wie sie für *Rodgersia* und *Peltiphyllum* beschrieben wurden. In der untern Hälfte des Griffels (Fig. *b*) sind die Karpellränder nicht mehr miteinander verwachsen, und das pollenleitende Gewebe läßt den Griffelkanal frei. Drei Leitbündel ziehen bis hier hinauf.

In einem noch tieferen Querschnitt durch den Griffel (Fig. *c*) lassen die Ränder ein und desselben Karpells eine leichte Spalte zwischen sich offen. Die beiden Karpelle berühren sich gegenseitig, und die Epidermiszellen verkeilen sich in den Berührungszonen fest ineinander.

Tiefer unten (Fig. *d*) vermindert sich die Länge der eingeschlagenen Ränder, so daß zwischen den Hohlräumen der beiden Karpelle eine breite Verbindung entsteht. An der Peripherie verwachsen die Karpelle untereinander, ohne daß zwischen ihnen eine Naht sichtbar wäre; sie bleibt aber vorläufig noch zwischen den ins Innere der Fruchtknotenhöhle vorspringenden Spreitenteilen erhalten. An diesen kann man, etwas entfernt von der aus den Karpellrändern gebildeten Spitze, zwei kleine Aufwölbungen, die sterilen Plazentarleisten, erkennen; die Plazentation ist also auch hier submarginal.

Die interkarpelläre Spalte verschwindet erst gerade oberhalb der fertilen Plazenta. Gleich wie bei den oben besprochenen Gattungen weist die Plazenta einen bedeutenden Umfang auf (Fig. *e*). Der einzige Unterschied gegenüber diesen Arten besteht darin, daß die Samenanlagen an der ganzen Oberfläche der Plazenta, also auch an ihren gegeneinander gerichteten Flächen, stehen. Das gleiche kann man aber auch zum Beispiel bei *Saxifraga Seguieri* beobachten, wenn nur genügend Platz vorhanden ist. Die Lateralia verschmelzen schon weit oben zu Zwischenbündeln.

Die ins Innere vorspringenden Ränder weichen nach unten immer weiter zurück, so daß sie schließlich nur noch zwei flache Buckel an der Innenseite der hier einheitlichen Fruchtknotenhöhle darstellen (Fig. *f*). In ihnen verlaufen die Zwischenbündel. Die übrigen Bündel der Karpellspreite vereinigen sich sofort mit den Achsenbündeln.

Am Grunde der Fruchtknotenhöhle teilen sich die Zwischenbündel (Fig. *g*). Eine transversal gestellte Querwand schiebt sich wieder in die Fruchtknotenhöhle vor. Es kommt so schließlich zu einer vollständigen Fächerung (Fig. *h*). Diese Zone der Fächerung besitzt allerdings keine größere Ausdehnung, die Fächer bilden lediglich flache Schalen am Grunde der Fruchtknotenhöhle. Sie fehlen den übrigen untersuchten *Heuchera*-Arten. Am Grunde der Fruchtknotenhöhle treten zwischen den Lateralia starke Kommissuren auf (Fig. *i*). schließlich ordnen sich alle Bündel in einen Ring ein (Fig. *k*).

Tolmiea

Die Blüte von *Tolmiea Menziesii* Torr. et Gray, der einzigen Art dieser Gattung, zeichnet sich vor allen andern *Saxifragaceen* durch ihre

starke Dorsiventralität aus. Die Kronblätter sind fadenförmig, auf der geminderten Seite der Blüte sind ein Kronblatt und zwei Staubblätter ausgefallen. Die beiden Karpelle stehen in der allgemeinen Blütensymmetrale. Die Förderungsverhältnisse sind im Gynoeceum aber genau entgegengesetzt. Das Karpell auf der geminderten Seite der Blüte ist an Umfang und Länge größer als das auf der geförderten Seite. Beide Karpelle sind in einem mittleren Bereich (Abb. 20, Fig. *e* und *f*) in der Blütensymmetrale etwas abgeflacht. Der stark entwickelte Achsenbecher trägt an seinem Rande die Blütenhülle und ist nicht mit dem Gynoeceum verwachsen. Er ist auf der geminderten Seite der Blüte bis zum Grunde aufgeschlitzt.

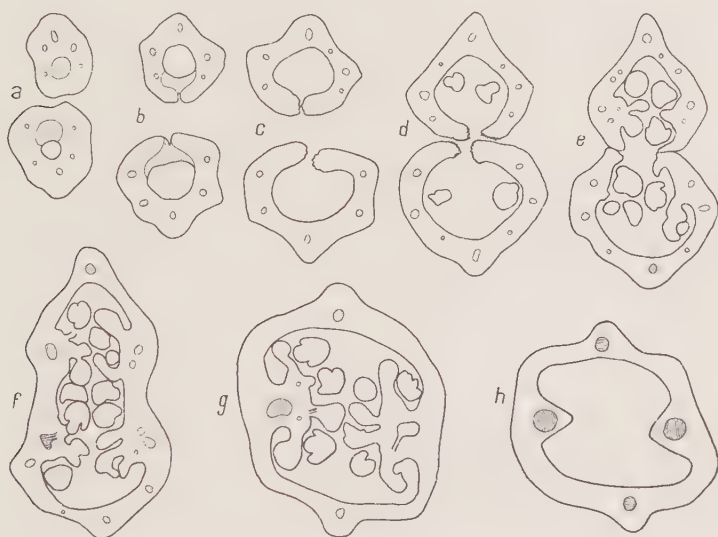


Abb. 20
Tolmiea Menziesii, Querschnitte durch ein Gynoeceum.
Vergr. 46fach

Narbe und Griffel sind lang, fadenförmig, wie das auch bei *Heuchera* der Fall ist. Sie zeigen in ihrem Aufbau die gleichen Eigentümlichkeiten, wie sie für *Rodgersia* eingehender dargestellt wurden. Auch hier wird der Griffelkanal durch Gewebe in der Nähe des Randes der morphologischen Oberseite nach außen fest abgeschlossen (Fig. *a* und *b*). Die beiden Ränder eines Karpells liegen aufeinander, im obersten Griffelabschnitt sind sie sogar miteinander verwachsen (Fig. *a*).

Der Karpellbogen öffnet sich erst an der Spitze des Fruchtknotens. Die Karpelle sind hier noch apokarp (Fig. *d*), durch Papillen wird aber bereits ein gewisser Zusammenhang erreicht. Auf einem tieferen Schnitt

(Fig. *e*) sind die Karpellbogen so weit geöffnet, daß sich die Ränder mit ihren Stirnseiten berühren. In dieser Weise verwachsen die Karpelle auch miteinander (Fig. *f*). Etwas tiefer unten (Fig. *g*) werden *Zwischenbündel* gebildet.

Die Plazenten stehen im oberen Teil der fertilen Zone deutlich submarginal und verlaufen getrennt (Fig. *e* und *f*). In der Zone mit den Zwischenbündeln dagegen vereinigen sie sich interkarpellär und bilden ein Polster, das auf einem ganz kurzen Stiel der Wand aufsitzt (Fig. *g*).

Die Basis ist nicht gefächert, immerhin springt auch da ein kleiner Buckel ins Innere der Fruchtknotenhöhle vor (Fig. *h*).

Tellima

Das Gynoeceum von *Tellima grandiflora* (Pursh) R. Br. ist mit dem Grund des Achsenbechers verwachsen. Die Verhältnisse liegen hierin

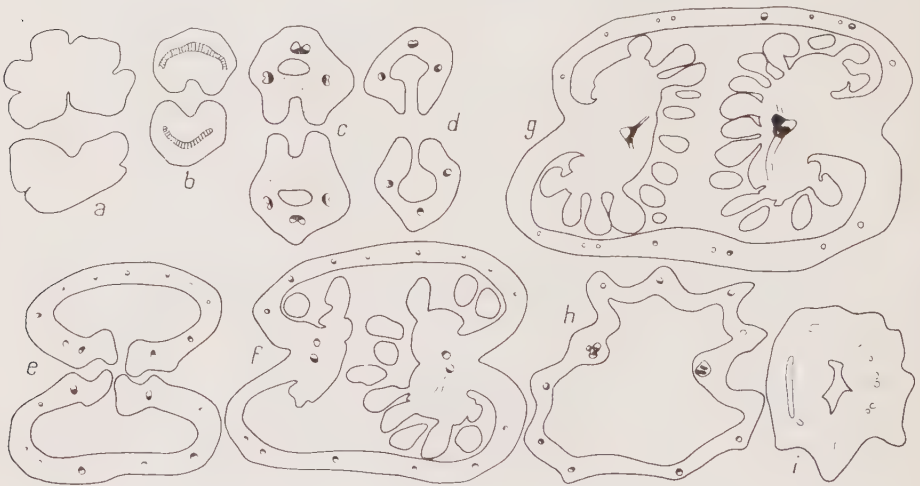


Abb. 21

Tellima grandiflora, Querschnitte durch ein Gynoeceum. Vergr. *a* bis *f* 20fach

ähnlich wie bei *Heuchera*. Der Bau des Gynoeceums dieser Art ist aus den Querschnitten von Abb. 21 ersichtlich. Die Narbe (Fig. *a*) ist kopfförmig und im Querschnitt leicht gelappt. Die Leitbündel reichen bis unterhalb der Narbe; sie sind hier zu einem halbkreisförmigen Bogen vereinigt (Fig. *b*). Im Griffelquerschnitt (Fig. *c*) ist das Karpell hufeisenförmig eingerollt. Die Ränder sind leicht abgewinkelt, so daß sie einander parallel verlaufen. Submarginale Gewebe verschließt den Griffelkanal nach außen, es tritt erst etwas tiefer (Fig. *d*) zurück, so daß der Griffelkanal eine freie Verbindung nach außen gewinnt. Diese eigentümliche Form des Karpells tritt auch im oberen Teil des Fruchtknotens in

Erscheinung (Fig. *e*). Die Karpellränder verwachsen interkarpellär nicht zuerst außen, wie bis anhin meist beobachtet, sondern im Zentrum. Dies hat zur Folge, daß sich entlang dem Fruchtknoten außen eine Rinne bis fast zur Basis zieht (Fig. *f* bis *h*). Die Lateralia sind im oberen Teil der fertilen Zone zunächst noch frei (Fig. *f*), sie verschmelzen aber sehr bald miteinander (Fig. *g*). Der Karpellbogen öffnet sich nach unten immer mehr. Im Querschnitt von Fig. *h* ist nur noch eine Spur einer Fächerung zu erkennen. Die Zwischenbündel teilen sich an der Basis der Karpelle und verschmelzen mit den Achsenbündeln. Auch der Grund der Fruchtknotenhöhle (Fig. *i*) ist ungefächert.

Rückblick auf die Gattungen Heuchera, Tolmiea und Tellima

Innerhalb der Tribus *Saxifrageae* können hinsichtlich des Gynoeceumaufbaues zwei Gattungskreise unterschieden werden. Der *Saxifraga*-Kreis umfaßt die Gattungen mit *synkarpem* Fruchtknoten, die Karpelle sind peltat gebaut. Der *Heuchera*-Kreis, von dem im folgenden die Rede ist, enthält dagegen Genera mit *parakarpem* Fruchtknoten.

Im oberen Teil des Griffels sind die Karpelle frei. Erst an der Basis verwachsen sie miteinander. Die Stelle der Spreite, wo die Karpelle zuerst miteinander in Verbindung treten, ist bei den einzelnen Gattungen verschieden. Bei *Heuchera* verbinden sich zuerst Teile der morphologischen Unterseite, während die Ränder vorerst noch frei bleiben. Bei *Tellima* und *Tolmiea* dagegen verwachsen nur die Ränder interkarpellär miteinander.

Die Karpellspreite ist im Griffel geschlossen, die Ränder berühren sich also intrakarpellär. Anders verhält es sich im Fruchtknoten. Die Spreiten bleiben hier offen, wodurch der parakarpe Bau des Fruchtknotens bedingt wird. Im Gegensatz zu den Arten des *Saxifraga*-Kreises fehlt diesen Arten also auch eine schlauchförmige Basis. Nur bei *Heuchera americana* ist eine Andeutung derselben zu erkennen.

Tribus Francoeae

Francoa

Im Bau der Blüte unterscheidet sich *Francoa ramosa* Cav. (Abb. 22) erheblich von den bis jetzt besprochenen Arten. Die Blütenkreise sind nicht fünf-, sondern vierzählig gebaut. Die Ästivation der Krone ist absteigend. Die vier Karpelle stehen vor den Kronblättern. Ihre Ränder stoßen nicht alle im Zentrum zusammen (Fig. *e* und *d*). Dies hat zur Folge, daß das Gynoeceum schwach bilateral symmetrisch wird.

Abb. 22 zeigt verschiedene Querschnitte durch das Gynoeceum von *Francoa ramosa*. Der Schnitt von Fig. *a* ist durch die Narbenregion geführt. Es sind vier *Narbenlappen* vorhanden, die von je zwei Leitbündeln versorgt werden. Die folgenden Schnitte sind alle gleich orientiert. Man

erkennt, daß die Narbenlappen nicht, wie das bis jetzt immer der Fall war, in der Medianebene jedes Karpells liegen. Sie gehen vielmehr aus den interkarpellär verwachsenen Teilen je zweier benachbarter Karpelle hervor. Die beiden Leitbündel entsprechen den Lateralia zweier verschiedener Karpelle. Narben, die diese Lage einnehmen, werden in der Literatur als *Kommissurnarben* bezeichnet.

Etwas tiefer (Fig. b) vereinigen sich die Narben zu einem kurzen *Griffelabschnitt*. Zwischen den Lateralia erscheinen vier kleinere Bündel, die den Dorsalmedianen entsprechen. Hier sind somit auch die mittleren Karpellabschnitte vorhanden. Das Karpell ist hier noch nicht eingerollt, dies ist erst auf dem etwas tiefer gelegenen Schnitt von Fig. c der Fall.

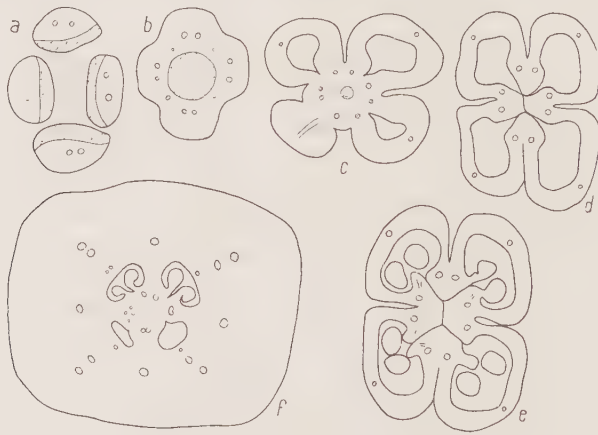


Abb. 22

Francoa ramosa, Querschnitte durch ein Gynoeceum.
Vergr. a bis e 32-, f 20fach

Das Pollenleitgewebe im Zentrum wird immer mehr verdrängt. Fig. d bietet das Bild eines Fruchtknotens, wie wir es, abgesehen von der Karpellzahl, schon von *Bergenia* her kennen (Abb. 15, Fig. d). Die Karpelle sind mit ihren Rändern interkarpellär verwachsen, die Lateralia verlaufen aber getrennt. Intrakarpellär sind die Ränder vereinigt, die aufeinanderliegenden Epidermen bilden zwischen sich eine Naht. An dieser Struktur ändert sich auch in der fertilen Zone nichts (Fig. e). Am Grunde der fertilen Zone (Fig. f) vereinigen sich die Lateralia zum Teil zu Zwischenbündeln, lösen sich dann aber bald in einzelne Gruppen auf, so daß ein Leitbündelrohr entsteht. Im Querschnitt von Fig. f ist das Gynoeceum durch das Achsengewebe berindet. Inter- und intrakarpelläre Spalte im Zentrum sind verschwunden, dagegen bleiben die Plazenten noch gespalten. Eine leichte Kerbe an der inneren Wand der Fruchtknotenhöhle

erhält sich an der Verwachsungsstelle der Karpellränder bis zur Basis. Sie zeigt, daß die Karpelle offenbar auch dort nicht peltat gebaut sind.

Zusammenfassend ergibt sich: Die Karpelle sind untereinander bis zur *Kommissuralnarbe* verwachsen. *Zwischenbündel* sind nur an der Basis leicht angedeutet. Eine *ventrale Schlauchwand* fehlt vollständig. Auf die Frage, wodurch die Verwachsung der Karpelle im Zentrum zustande kommt, werde ich später (siehe S. 575) eintreten.

Tribus Ribesieae

Ribes

In Abb. 23 sind Querschnitte durch das Gynoeceum von *Ribes aureum* Pursh dargestellt. Die beiden Karpelle sind bis zur *Narbe* mit-

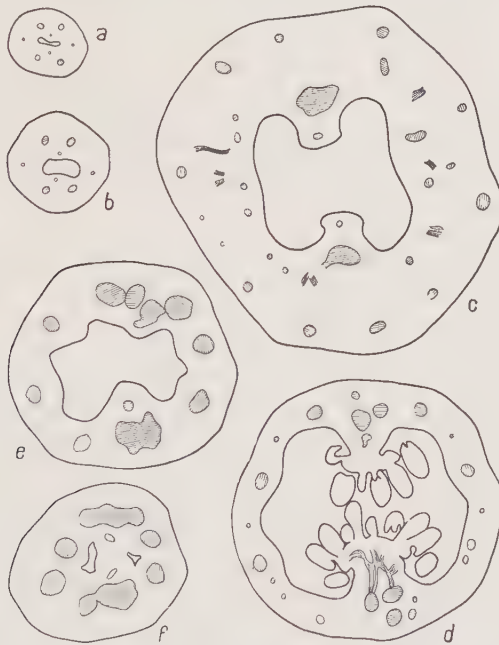


Abb. 23

Ribes aureum, Querschnitte durch ein Gynoeceum.
Vergr. 25fach

einander verwachsen. Erst dort trennen sie sich und bilden zwei ganz kurze Narbenlappen. Der *Griffelkanal* wird durch die Karpellränder, die sich intrakarpellär berühren, in zwei Gänge unterteilt (Fig. a), der Griffel ist also synkarp gebaut. Er wird von acht Leitbündeln durchzogen. Die Dorsalmediani sind nur schwach entwickelt. Die vier großen Bündel

entsprechen den L_1 (über die Bedeutung dieser Bezeichnung siehe S. 553). Zwischen den L_1 , genau auf der interkarpellären Verwachsungslinie, liegen kleine Leptombündel. Es sind die L_2 , die zu Zwischenbündeln verschmolzen sind.

Im basalen Teil des Griffels (Fig. *b*) weichen die Karpellränder zurück, so daß ein einheitlicher Griffelkanal entsteht. Der Griffel besitzt also in diesem Schnitt parakarpen Bau. In der Struktur der Leitbündel ändert sich gegenüber oben (Fig. *a*) nichts.

Die Fig. *c* zeigt einen Querschnitt durch den oberen Teil des *Fruchtknotens*. Die Karpelle sind hier durch den Achsenbecher berindet. In der Karpellspreite verlaufen neben den obenerwähnten eine ganze Reihe kleinerer Bündel, die aber von den Achsensträngen vorerst getrennt bleiben. Die L_1 vereinigen sich zu Zwischenbündeln, trennen sich dann aber in der tiefer gelegenen fertilen Zone (Fig. *d*) wieder. Hier sind sie durch starke Anastomosen mit den L_2 -Zwischenbündeln verbunden, von denen die Versorgung der Samenanlagen ausgeht. Achsen- und dorsale Karpellleitbündel verschmelzen in dieser Region miteinander.

Tiefer unten (Fig. *e*) verschmelzen auch die L_1 mit den Achsenbündeln. Einzig die kleinen L_2 -Zwischenbündel bleiben noch frei. Sie erhalten sich so bis an die Basis des Gynoeceums, die in Fig. *f* dargestellt ist. Die Fruchtknotenhöhle ist hier gefächert, die Ränder sind also intrakarpellär verwachsen. Unterhalb der Basis der Fruchtknotenhöhle löst sich das Zwischenbündel in einzelne Gruppen auf, die sich zum Teil intrakarpellär wieder vereinigen, schließlich aber auseinanderweichen und sich dem Achsenleitbündelzylinder einfügen. Der Verlauf der Leitbündel an der Karpellbasis erinnert stark an *Bergenia*, wo auch intrakarpelläre Verschmelzungen zu beobachten sind (vgl. S. 551).

Die übrigen untersuchten Arten der Gattung *Ribes* (*Ribes Grossularia* L., *nigrum* L., *diacanthum* Pall., *sanguineum* Pursh, *alpinum* L., *rubrum* $\times$ *vulgare*) weisen im Bau ihres Gynoeceums weitgehende Übereinstimmung mit *Ribes aureum* auf. *Ribes diacanthum* und *Ribes alpinum* sind *diözisch*. In den männlichen Blüten findet sich am Grunde des Achsenbeckers ein rudimentäres Gynoeceum, das sich neben seiner geringeren Größe auch durch das Fehlen von Samenanlagen und Leitbündeln von demjenigen einer weiblichen Blüte unterscheidet. Im Gynoeceum der weiblichen Blüte von *Ribes diacanthum* ist der Griffel und auch der obere Teil des Fruchtknotens synkarp gebaut. Das L_2 -Zwischenbündel fehlt hier vollständig, die Basis ist ungefächert. Plazentarbündel und basale Fächerung fehlen auch bei *Ribes sanguineum*.

Die Gestaltung der Blütenachse und ihre Verwachsung mit dem Gynoeceum bei *Ribes* ist in Abb. 24 schematisch dargestellt. In jedem Fall ist ein starker Achsenbecher vorhanden, der über das Gynoeceum hinausragt. Fig. *a* zeigt einen Längsschnitt durch die Blüte von *Ribes*

nigrum. Der Fruchtknoten ist zu etwa drei Vierteln mit der Wand des Achsenbechers verwachsen. Das freie Achsenstück bis zum Ansatz der Blütenblätter ist kurz. Bei *Ribes rubrum* (Fig. b) findet sich die gleiche

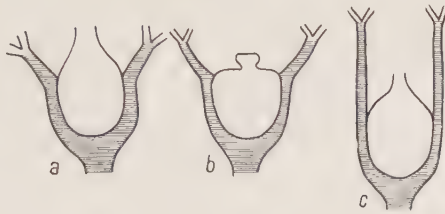


Abb. 24
Schematische Darstellung der Achsen-
verhältnisse bei verschiedenen *Ribes*-
Arten. a *Ribes nigrum*, b *Ribes rubrum*,
c *Ribes aureum*

Gestalt der Achse, der ganze Fruchtknoten ist aber durch das Achsen-
gewebe berindet. Bei *Ribes aureum* schließlich ist eine sehr lange Achsen-
röhre vorhanden, die sich nur am Grunde dem Fruchtknoten anlegt
(Fig. c).

Unterfamilie Parnassioideae

Parnassia

Die Blüte von *Parnassia palustris* L. steht endständig auf einem
langen Blütenstiel. Sie erscheint bei oberflächlicher Betrachtung radiär,
bei genauerer Untersuchung kann man aber in allen Organkreisen eine
Tendenz zur Dorsiventralität erkennen.

Der Kelch ist fünfzählig mit quincuncialer Ästivation. Das erste
Kelchblatt steht in normaler Zweifünftelstellung zum Vorblatt; es ist das
größte Blatt des Kelches. Im folgenden soll es einfach als K_1 bezeichnet
werden. Das Kelchblatt 5 (K_5) ist dagegen meist deutlich kleiner als die
übrigen Kelchblätter.

Immer klafft zwischen den beiden Kronblättern vor dem ersten
Kelchblatt eine Lücke. Die Kronblätter decken sich entweder absteigend
in der Richtung der Symmetrale von K_1 aus, oder sie decken sich un-
regelmäßig. Die Größe der Kronblätter nimmt von der K_1 -Seite aus ab.

Der epipetale Staubblattkreis ist staminodial entwickelt. Die epise-
palen Staubblätter zeigen eine charakteristische Verstäubungsfolge, in
der eine dorsiventrale Tendenz zum Ausdruck kommt. Diese von Goe-
bel (10 a) als Kryptodorsiventralität bezeichnete Erscheinung fand ich
an einem großen Material bestätigt.

Zur Untersuchung des Gynoeceums wurden Blüten von verschiede-

nen Standorten eingesammelt : im Val Tuors (zirka 2000 m), auf dem Rigi (1700 m) und in der Nähe von Zürich, im Wehrenbachtobel (450 m). Bereits Müller (13) macht darauf aufmerksam, daß Gebirgsformen nur drei, Tieflandpflanzen dagegen vier Karpelle ausbilden. Bei den im Val Tuors gesammelten Exemplaren zählte ich 1947 meist drei Karpelle, 1948 dagegen bis zu den höchsten Standorten immer vier, auf dem Rigi und im Wehrenbachtobel konstant vier. Das Auftreten von drei oder vier Karpellen ist ein alternatives, Übergänge mit rudimentären Karpellen, wie sie gelegentlich bei *Astilbe* vorkommen, konnten nie beobachtet werden.

Sind vier Karpelle vorhanden, so steht ein stark gefördertes direkt vor K_1 , ein gemindertes genau gegenüber K_1 . Die beiden andern Karpelle stehen seitlich, dabei ist dasjenige auf der K_3 -Seite etwas gegenüber dem auf der K_2 -Seite gefördert. Bei drei Karpellen steht ein stark gefördertes vor K_1 , aber leicht nach der K_4 -Seite gerückt. Das zweite Karpell liegt nahe bei K_3 und ein deutlich gemindertes zwischen K_2 und K_4 .

Der Fruchtknoten ist nur leicht in den Achsenbecher hinein versenkt. Die Abb. 25 enthält Querschnitte durch ein Gynoeceum, das aus drei Karpellen besteht. Der oberste Querschnitt (Fig. a) zeigt drei freie Narbenabschnitte. Alle Figuren der Abbildung sind gleich orientiert, so daß man die kommissurale Lage dieser Narben sofort erkennen kann. Es liegen hier also wieder die gleichen Verhältnisse vor wie bei *Francoa ramosa*. Die Leitbündel, die bis in diese Region reichen, entsprechen Zwischenbündeln. In Fig. b sind die Narbenlappen untereinander verwachsen. Die Narben sitzen direkt dem Fruchtknoten auf, ein eigentlicher Griffelabschnitt ist also nicht ausgebildet. In Fig. c treten die Fruchtknotenhöhlungen in Erscheinung. Die Karpellränder weichen nun immer mehr zurück, was auch auf dem durch die fertile Zone geführten Schnitt (Fig. d) zu erkennen ist. Der Fruchtknoten besitzt also hier parakarpen Bau. Die Plazenten werden durch zwei Bündel versorgt, die am Grunde der fertilen Zone seitlich von den Zwischenbündeln abgehen.

Während die Karpellspreite oben eingerollt ist, öffnet sie sich nach unten immer mehr, so daß der freie Innenraum gerade unterhalb der Mitte der fertilen Zone am größten ist. Tiefer unten nähern sich die Plazenten dann plötzlich wieder und verwachsen im Zentrum miteinander, so daß das Gynoeceum dreifächerig wird (Fig. e). Die intrakarpelläre Verwachsung erfolgt allerdings nicht bei allen Karpellen auf der gleichen Höhe. Besonders bei dem vor K_1 liegenden, geförderten Karpell ist sie erst tiefer unten zu erkennen. Dieses Karpell reicht überhaupt tiefer hinunter als die beiden anderen (siehe auch Fig. f und g).

Wie unten noch genauer beschrieben wird, treten aus der Achse drei Zwischenbündel in das Zentrum des Gynoeceums ein. Sie sind in Fig. g

zwischen den Dorsalmedianen zu erkennen. Wichtig ist hier die Feststellung, daß sich die Zwischenbündel in dieser intrakarpellär verwachsenen Zone nicht auflösen, daß also aus ihnen keine Ventralmediani gebildet werden. Ein einzelner Leptomstrang löst sich auf der geminderten Seite des Gynoeceums von einem Zwischenbündel los. Er zieht nach oben durch das Zentrum des Gynoeceums hindurch nach der geförderten Seite. Hier verschmilzt er entweder mit einem Zwischenbündel oder mit dem erwähnten Bündel zur Versorgung der Samenanlagen, indem er von ventralmedian in die hier ungespaltene Plazenta eintritt (Fig. f). Dieser Leptomstrang kann sowohl bei drei- als auch bei vierkarpelligen Fruchtknoten auftreten.

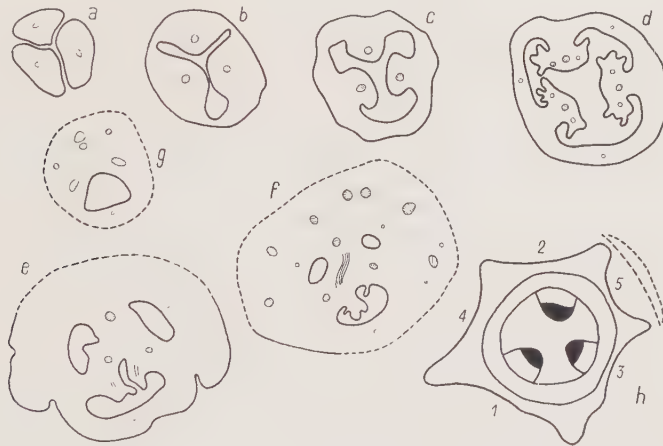


Abb. 25

Parnassia palustris, Querschnitte durch das Gynoeceum (a bis g) und den Blütenstiel (h). Hadrom schwarz; die Zahlen in Fig. h beziehen sich auf die Stellung der Kelchblätter K_1 bis K_5 . Vergr. 25fach

Abb. 25, Fig. h, zeigt einen Querschnitt durch den Blütenstiel gerade unterhalb der Blüte. Man erkennt, daß die Blüte von drei Leitbündeln versorgt wird, von denen eines in der Ebene von K_1 liegt, das zweite bei K_2 und das dritte bei K_3 . Die Verteilung dieser drei Bündel auf die Blütenhülle und das Gynoeceum ist sehr kompliziert und nicht konstant. Agnes Arber (1) hat versucht, den Verlauf der Bündel genau zu verfolgen. Wie sie selbst es sagt, kann der von ihr beschriebene Fall aber nicht als allgemein gültig angesehen werden. Für uns mag folgendes genügen: Die drei Bündel verschmelzen miteinander, bilden zuerst einen Hohlzylinder, nach Abgabe der Bündel in die Blütenhülle vereinigen sich die Stränge im Zentrum. Schließlich löst sich dieser Komplex auf, es gehen daraus drei Dorsalmediani hervor und die drei Zwischenbündel, die ins Zentrum des Gynoeceums eintreten.

Parnassia palustris ist von T r o l l (19 a) und W i n k l e r (22) zum Ausgangspunkt für prinzipielle Betrachtungen über den Typus des coenokarpen Gynoeceums gewählt worden. Beide Autoren kommen auf Grund gänzlich verschiedener Deutung der Strukturen zu ganz anderen Schlußfolgerungen. Meine Untersuchungen führten mich zu folgender Deutung des *Parnassia*-Gynoeceums :

Die Coenokarpie hat einen starken Ausbildungsgrad erreicht. Die Karpelle sind bis in die Narbenregion miteinander verwachsen und die Lateralia auf ihrer ganzen Länge miteinander zu Zwischenbündeln vereinigt.

Es besteht kein Grund zur Annahme, daß die Basis der Karpelle nicht peltat gebaut sei, wie das W i n k l e r (22) behauptet. Der Vergleich innerhalb *Saxifraga* hat gezeigt, daß nicht allein aus der Beobachtung von ventralmedianen Bündeln auf peltate Struktur der Basis geschlossen werden kann. Nach den Untersuchungen an *Saxifraga* (S. 541) ist bei der geringen Fertilität der Querzone gar nicht zu erwarten, daß ventralmediane Bündel ausgebildet sind. Immerhin kann der durch das Zentrum verlaufende Leptomstrang als letzter Rest eines *L₂-Ventralmedianus* gedeutet werden, der sich hier im Zusammenhang mit den besonderen Förderungsverhältnissen ganz reduziert und meist auch etwas abgewandelt erhalten hat. Auf diese Verhältnisse wird bei der Besprechung der *Philadelphae* (siehe S. 569) nochmals einzugehen sein.

T r o l l zeigte am Beispiel von *Parnassia*, daß sich an der Basis eines parakarpen Fruchtknotens ein Rest einer synkarpen Zone erhalten kann. Diese Aussage ist nur insofern zu präzisieren, als es sich dabei um *primäre Synkarpie* handelt. Übergänge zu *sekundärer Synkarpie* lassen sich oben an die parakarpe Zone anschließend erkennen (vgl. S. 580).

Unterfamilie Iteoideae

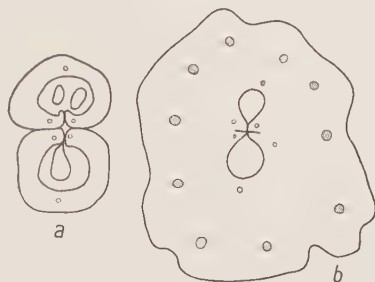
Itea

Die Karpelle von *Itea virginica* L. sind bis zu der kopfförmigen Narbe hinauf miteinander vereinigt. Der Griffel geht kontinuierlich in den Fruchtknoten über. Dieser ist bis zur fertilen Zone in die Blütenachse hinein versenkt.

Auf den ersten Blick täuscht das Gynoeceum von *Itea* einheitlichen, verwachsenkarpelligen Bau vor. Die genaue Untersuchung jedoch zeigt, daß in Wirklichkeit etwas ganz anderes vorliegt. Abb. 26 enthält zwei Querschnitte durch den *Fruchtknoten*. Derjenige in der Höhe der fertilen Zone (Fig. a) zeigt, daß die Karpelle *nicht* miteinander verwachsen, sondern durch eine deutliche *Naht voneinander getrennt* sind. Daran ändert sich auch im unterständigen Abschnitt nichts (Fig. b). Die Karpelle sind mit ihrem Rücken dem Achsenbecher angewachsen. Auch hier ist eine

Naht vorhanden, welche die beiden Karpelle trennt, immerhin muß die Frage offengelassen werden, ob die Karpelle in ihren seitlichsten Partien etwas miteinander verwachsen sind. Von der Beantwortung dieser Frage hängt es ab, ob dieses Gynoeceum als *coenokarp* oder, infolge der Berin-

Abb. 26
Itea virginica, Querschnitte durch
das Gynoeceum. Vergr. 25fach



dung durch das Achsengewebe, als *pseudocoenokarp* bezeichnet werden muß. Auffallend ist, daß hier ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei den *Pomoideen*. Die Bauchnaht erhält sich bis zum Grunde, wenn auch nur noch als Kerbe in der ventralen Wand der Fruchtknotenhöhle. Eine *schlauchförmige Zone* ist demnach *nicht* entwickelt.

Unterfamilie Kirengeshomoideae

Die einzige Art dieser Unterfamilie wird im Anschluß an die *Philadelphae* besprochen.

Unterfamilie Hydrangeoideae

Tribus Philadelphae

Philadelphus

Der Fruchtknoten von *Philadelphus Gordonianus* Lindl. (Abb. 27) ist unterständig, nur der Griffel, der scharf vom Fruchtknoten abgesetzt ist, ragt aus dem Achsenbecher heraus.

Die *Narben* werden durch die freien Spitzen der vier Karpelle gebildet. Die Spreitenteile sind klappenartig zusammengelegt. Sie werden durch zwei Leitbündel versorgt, die nicht etwa den Lateralia entsprechen, sondern, wie tiefere Schnitte zeigen (vgl. Fig. *b* und *c*), aus einer Spaltung des Dorsalmedianus hervorgegangen sind. Etwas tiefer unten (Fig. *b*) verwachsen die Karpelle interkarpellär, nur im Zentrum bleibt eine ganz kurze interkarpelläre Spalte erhalten. Daneben ist auch die Bauchnaht zu erkennen. Im Querschnitt durch die Basis des *Griffels* (Fig. *c*) sind die Karpelle vollständig miteinander verwachsen. Die beiden Narbenbündel haben sich zum Dorsalmedianus vereinigt.

Fig. *d* zeigt den Querschnitt durch den oberen, sterilen Teil des Fruchtknotens. Die Karpelle sind hier durch das Achsengewebe berindet. Die Scheidewände zwischen den vier Fruchtfächern stoßen im Zentrum zusammen, sie enthalten die Zwischenbündel. Eine Leiste springt von der dorsalen Wand ins Innere der Fruchtknotenhöhle vor. Sie ist auch für die Gattungen *Deutzia* und *Kirengeshoma* charakteristisch.

In der fertilen Zone (Fig. *e*) ändert sich prinzipiell an dieser Struktur nichts. Die Scheidewände stoßen im Zentrum nicht mehr ganz zusammen.



Abb. 27

Querschnitte durch das Gynoeceum von *a* bis *g* *Philadelphus Gordonianus*, *h* *Philadelphus hirsutus*.
Vergr. *a* bis *c* 25-, *d* bis *h* 10fach

Es entsteht auf diese Weise ein zentraler Hohlraum, der sich nach unten immer mehr vergrößert. Die Zwischenbündel geben nach beiden Seiten in die Plazenten je ein Plazentarbündel ab.

Der zentrale Hohlraum verschwindet am Grunde der fertilen Zone ganz plötzlich (Fig. *f*); die Scheidewände verwachsen miteinander, ohne daß eine inter- oder intrakarpelläre Naht erkennbar bliebe. Hier beginnt also die Querzone. Auch die beiden Plazenten jeder Fruchtknotenhöhle verwachsen miteinander und ragen dann ein Stück weit frei in den sackförmigen Teil der Fruchtknotenhöhle hinunter. Im Zentrum des Gynoe-

ceums verläuft ein kleines Leptombündel, das an seinem oberen Ende mit Zwischenbündeln in Verbindung steht.

Bei *Philadelphus hirsutus* Nutt. (Abb. 27, Fig. *h*; Abb. 28, Fig. *b*) tritt in einzelne Plazenten genau in der Ventralmedianen ein Leptomstrang aus dem zentralen Bündel ein. Dieser Strang ist allerdings nur schwach entwickelt und dient nicht der Versorgung der Samenanlagen, diese erfolgt ausschließlich durch das vom Zwischenbündel ausgehende Plazentarbündel.

Bei *Philadelphus pallidus* Hayek (Fig. 28 *a*) ist kein zentrales Bündel vorhanden. Der Achsen-Leitbündelzylinder gibt zuerst die Stränge für die Blütenhülle und die Staubblätter und zerfällt dann in verschiedene Bündel. Die einen dieser Bündel enthalten nur Leptomelemente; sie liegen ventralmedian und verlaufen bis in die Plazenta hinein. Die andern

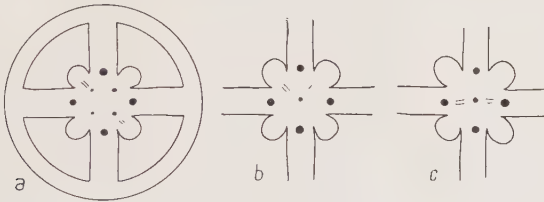


Abb. 28

Schema zur Erläuterung des Leitbündelverlaufes in der schlauchförmigen Zone des Fruchtknotens von *Philadelphus pallidus* (*a*), *Philadelphus hirsutus* (*b*), *Philadelphus Gordonianus* (*c*). Weiteres siehe Text

Bündel treten in die Scheidewände ein und bilden dort die Zwischenbündel. Sie teilen sich aber weiter oben wieder in die beiden Lateralia.

Die Verhältnisse bei *Philadelphus pallidus* (Fig. 28 *a*) sind ohne weiteres aus den bei den *Sacifragoideae* gewonnenen Erkenntnissen verständlich. Die leicht peltaten Karpelle sind untereinander verwachsen. Die L_1 bilden Zwischenbündel, allerdings bei dieser Art nur auf einer kurzen Strecke. Die L_2 sind nur rudimentär ausgebildet, sie sind zu Ventralmedianen verschmolzen und treten als solche auch in die Plazenten ein.

Philadelphus hirsutus zeichnet sich durch stärkere Coenokarpie aus; dies drückt sich nicht nur in der Länge der Zwischenbündel, sondern auch in der interkarpellären Verschmelzung der Ventralmedianen aus. Hieraus resultiert das zentrale Bündel. Ob oben bei der Auflösung desselben die Bündel in die Plazenta oder, im abgeleiteten Fall, in die Zwischenbündel eintreten, bildet kein Hindernis für diese Deutung.

Daß die ventralmedianen Bündel zweier Karpelle sich vereinigen,

ist eine Erscheinung, die bereits bei *Saxifraga sarmentosa* beschrieben wurde (S. 533, Abb. 7, Fig. c). Etwas Analoges findet sich auch bei *Peltiphyllum* (S. 554), wo alle L_2 bisweilen zu einem zentralen Bündel verschmolzen sind. Man kann in diesem Zusammenhang auch auf Untersuchungen bei *Osyris alba* und *Androsace alpina* verweisen, wo H. J. Sch ä p p i (15 b, 16) ein *zentrales Bündel* in der peltaten Zone dieser beiden Arten als *Verschmelzungsprodukt ventralmedianer Bündel* deutet.

Unter diesem Aspekt gewinnt auch unsere Interpretation des zentralen Bündels von *Parnassia* als letzter, stark abgeleiteter Rest eines gemeinsamen L_2 -Ventralmedianus aller Karpelle eine festere Grundlage.

Deutzia

Gestaltlich sind nur ganz geringfügige Unterschiede gegenüber dem Gynoeceum von *Philadelphus Gordonianus* vorhanden. Es soll hier nur auf den Leitbündelverlauf aufmerksam gemacht werden.

Bei *Deutzia gracilis* Sieb. et Zucc. zweigt vom Zwischenbündel nach beiden Seiten in die Plazenta je ein starkes Bündel zur Versorgung der Samenanlagen ab. Die Plazenten in der Querzone werden bisweilen von Leptomsträngen versorgt, die genau ventralmedian liegen. Es herrschen also hier die gleichen Verhältnisse, wie sie für *Philadelphus pallidus* in Abb. 28, Fig. a, gezeigt wurden. Die Leptombündel entspringen in den einen Fällen direkt aus dem Bündelrohr am Grunde der Fruchtknotenhöhle, in andern Fällen dagegen aus den Zwischenbündeln. Dabei kann bisweilen die interessante Feststellung gemacht werden, daß sich Stränge aus zwei benachbarten Zwischenbündeln zu diesen ventralmedianen Leptomsträngen vereinigen. Bei *Deutzia Schneideriana* Rehd. lösen sich die Zwischenbündel in der peltaten Zone in einzelne Gruppen auf, die sich dann in einem geschlossenen Ring anordnen.

Kirengeshoma

Engler stellt diese Gattung neuerdings (8 b) in eine eigene Unterfamilie. Gewisse blütenmorphologische Merkmale mögen die Abtrennung von den *Hydrangeoideae* veranlaßt haben. In Gestalt und Struktur des Gynoeceums hingegen stimmt *Kirengeshoma palmata* Yatabe so weitgehend mit den eben besprochenen *Philadelphae* überein, daß sie hier behandelt werden soll.

Die drei Karpelle sind nur wenig mit dem Achsenbecher verwachsen. Auch in diesem Gynoeceum ist ein Bündel im Zentrum der miteinander verwachsenen peltaten Zonen vorhanden. Dieses teilt sich oben in drei ventralmediane Bündel, die aber nicht in die Plazenta eintreten, sondern blind in dem zentralen Gewebekörper endigen.

Tribus Hydrangeeae

Hydrangea

Das Gynoeceum ist unterständig und meist zwei-, selten dreikarpelig. Als Beispiel wähle ich *Hydrangea scandens* Maxim., deren Gynoeceum in Abb. 29 dargestellt ist.

Der Querschnitt durch die fertile Zone (Fig. a) unterscheidet sich kaum von einem solchen durch ein unterständiges Gynoeceum von *Saxifraga* (vgl. dazu Abb. 5, Fig. c). Die Dorsalmediani sind mit den Achsenbündeln verschmolzen. Die Bauchspalte bleibt oft ein wenig geöffnet. Auf dem etwas tiefer geführten Schnitt (Abb. 29, Fig. b) ist sie dagegen im Zentrum geschlossen. Es ist auch keine Naht mehr erkennbar, die Plazenten bleiben aber tief gespalten. Die Zwischenbündel nähern sich gegenseitig und bilden ein Rohr, worin sich das Hadrom ins Zentrum verlagert.

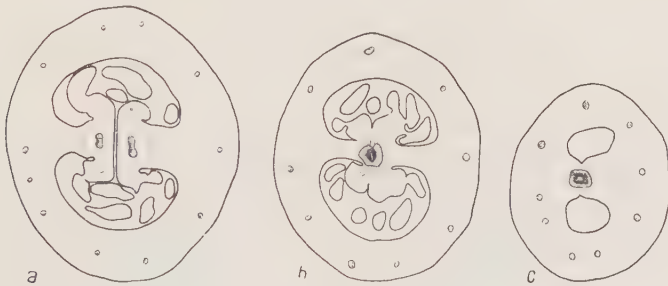


Abb. 29

Hydrangea scandens, Querschnitte durch den Fruchtknoten.
Hadrom schwarz. Vergr. 25fach

Die gleiche Struktur findet sich auch an der Fruchtknotenbasis. Die Scheidewand zwischen den beiden Fächern weist eine Andeutung der Bauchnaht in Form einer tiefen Kerbe auf.

Die übrigen untersuchten Arten dieser Gattung, *Hydrangea petiolaris*, *sargentiana* und *serrata* weisen keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber dem geschilderten Aufbau auf. Einzig die Kerbe am Grunde der Fruchtknotenhöhle ist nicht immer erkennbar. In Gynoeceen aus sehr jungen Knospen tritt die Kerbe an der Stelle der Bauchnaht bedeutend deutlicher in Erscheinung als in erwachsenen Gynoeceen.

Im Vergleich mit den peltaten *Saxifraga*-Arten ergeben sich trotz äußerlicher Übereinstimmung ganz bedeutsame Unterschiede im Bau der untern Fruchtknotenhälfte. Zwar ist in beiden Fällen eine totale Fächerung vorhanden, aber die intrakarpelläre Verwachsung beschränkt sich bei *Hydrangea* nur auf das innerste Zentrum der Scheidewand und erstreckt sich nie bis in die Plazenta. Von ventralmedianen Bündeln ist keine Spur zu beobachten, im Gegenteil, wo sich die Zwischenbündel

gegenseitig nähern, verlagert sich das *Hadrom ins Zentrum*, anstatt, wie das bei Ventralmedianen zu erwarten wäre, nach der Karpellhöhlung hin.

Die angeführten Tatsachen über den Bau der Basis des *Hydrangea*-Karpells erlauben *nicht*, auf *schlauchförmige Struktur* dieses Abschnittes zu schließen. Der Leitbündelverlauf und die Beobachtung, daß Andeutungen der Bauchnaht bis zur Karpellbasis erhalten sind, machen es vielmehr wahrscheinlich, daß sich im Zentrum ein *Achsenzapfen* zwischen die Karpelle einschiebt, der die Ränder miteinander verbindet.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Francoa*, worauf schon an anderer Stelle (S. 561) aufmerksam gemacht wurde. Man muß also auch für diese Gattung annehmen, daß die Karpelle *nicht peltat* gebaut sind und daß ein *zentraler Achsenkern* zwischen ihnen vorhanden ist.

Unterfamilie Escallonoideae

Escallonia

Die Photos Abb. 30 stellen Querschnitte durch ein Gynoeceum dar, dessen Artzugehörigkeit nicht ermittelt werden konnte.

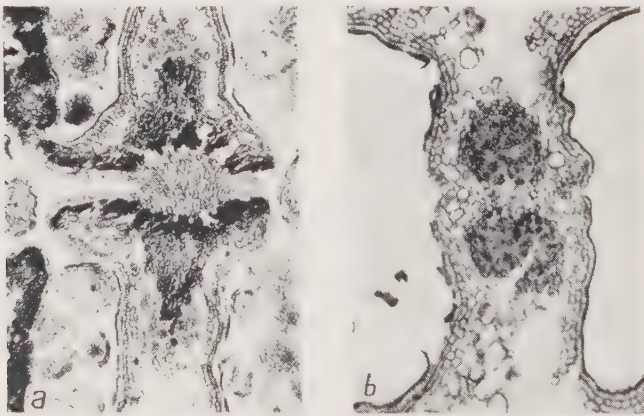


Abb. 30

Escallonia, Querschnitte durch Griffel (a) und Zentrum des Fruchtknotens (b und c). Vergr. 100fach

Die beiden Karpelle sind bis zur *Narbe* miteinander verwachsen. Der *Griffel* ist *synkarp* gebaut. Die Stelle des Griffelkanals wird eingenommen durch ein schwer färbbares Gewebe, das nach außen durch eine gerbstoffführende Rindenschicht begrenzt ist. In den Scheidewänden ragt diese Rindenschicht etwas in das Griffelkanalgewebe hinein. Bisweilen ist die intrakarpelläre und eine ganz leichte interkarpelläre Spalte im Zentrum erkennbar. Das Griffelkanalgewebe verliert sich in der fertilen

Zone an den Flanken der intrakarpellären Spalte (Fig. *a*). Diesem schwer färbbaren Gewebe steht innerhalb der *Saxifragaceen* nichts Vergleichbares gegenüber.

Der Fruchtknoten ist unterständig. In seinem oberen Teil unterscheidet er sich nur unwesentlich von einem unterständigen Fruchtknoten der Gattung *Saxifraga*. Die Lateralia sind zu Zwischenbündeln vereinigt, wobei allerdings die Hadromteile getrennt bleiben. Die Basis des Fruchtknotens scheint wieder, wie das für *Hydrangea* abgeleitet wurde, impeltat gebaut zu sein. Es tritt zwar eine vollständige Fächerung auf, aber die Vermutung liegt nahe, daß die Verbindung auch hier durch *Achsen Gewebe* hergestellt wird. Die Plazenten sind gespalten, und an der Innenwand des Fruchtknotens erscheint an der Stelle der Bauchnaht bis zur Basis hinunter eine Kerbe (Fig. *b*).

C. Allgemeiner Teil

I. Vergleichende Betrachtung

a) Die Zahl der Karpelle

Die nachstehende Zusammenstellung gibt eine Übersicht über die Zahl der Karpelle bei den untersuchten *Saxifragaceen*.

	Normalzahl	Ausnahmefälle
Unterfamilie <i>Saxifragoideae</i>		
Tribus <i>Saxifrageae</i>		
<i>Saxifraga</i> -Kreis		
<i>Astilbe</i>	2	3—5
<i>Rodgersia</i>	2	3
<i>Bergenia</i>	2	3—4
<i>Saxifraga</i>	2	3
<i>Peltiphyllum</i> . . .	2	
<i>Heuchera</i> -Kreis		
<i>Heuchera</i>	2	
<i>Tellima</i>	2	
<i>Tolmiea</i>	2	
Tribus <i>Francoeae</i>		
<i>Francoa</i>	4	
Tribus <i>Ribesieae</i>		
<i>Ribes</i>	2	3
Unterfamilie <i>Parnassioideae</i>		
<i>Parnassia</i>	4	3
Unterfamilie <i>Iteoideae</i>		
<i>Itea</i>	2	

		Normalzahl	Ausnahmefälle
Unterfamilie	<i>Kirengeshomoideae</i>		
	<i>Kirengeshoma</i> . .	3	
Unterfamilie	<i>Hydrangeoideae</i>		
Tribus	<i>Philadelphaeae</i>		
	<i>Philadelphus</i> . .	4	
	<i>Deutzia</i>	4	3
Tribus	<i>Hydrangeae</i>		
	<i>Hydrangea</i> . . .	2	3
Unterfamilie	<i>Escallonoideae</i>		
	<i>Escallonia</i> . . .	2	

Die überwiegende Mehrzahl der *Saxifragaceen* besitzt somit *zweikarpellige Gynoeceen*. Auch vier Fruchtblätter sind häufig, so in der Tribus *Francoeae*, Unterfamilie *Parnassioideae* und Tribus *Philadelphaeae*. Drei Karpelle als Normalzahl findet man nur bei *Kirengeshoma*.

Von dieser Normalzahl zeigen sich verhältnismäßig *häufige Abweichungen* besonders in der Tribus *Saxifrageae*, worüber die Tabelle orientiert (siehe auch S. 588). Bei *Astilbe* können es sogar ausnahmsweise fünf Karpelle sein, wobei dann allerdings eines rudimentär ist und keine Samenanlagen erzeugt.

b) Die Blütenachse

Bei der Betrachtung der Achsenverhältnisse müssen zwei Erscheinungen berücksichtigt werden :

1. *die Gestaltung des Achsenbechers,*
2. *die Verwachsungen zwischen Achsenbecher und Gynoeceum.*

Grundsätzlich ist bei allen *Saxifragaceen* die Blütenachse mehr oder weniger schalen- bis becherartig ausgebildet. *Von Arten mit flacher und wenig entwickelter Blütenachse findet man einen kontinuierlichen Übergang zu solchen mit einer langen Achsenröhre.* Einzelne Ausschnitte aus solchen Progressionen wurden innerhalb der Gattungen *Saxifraga* (Abb. 12 und S. 545) und *Ribes* (Abb. 24 und S. 562) gezeigt.

In den Gattungen des *Saxifraga*-Kreises und bei den *Hydrangeoideae* ist der Achsenbecher in seiner ganzen Länge mit dem Gynoeceum *verwachsen*. Bei *Tolmiea* bleibt er gänzlich *frei*, der Fruchtknoten ist also nur von der röhrenartigen Blütenachse umgeben. Bei *Heuchera*, *Tellima* und den *Ribesiae* dagegen zeigen sich *Verwachsungen verschiedenen Grades* zwischen Achse und Gynoeceum. So ist der Fruchtknoten bei *Heuchera* und *Tellima* *halbunterständig*. Das gleiche gilt auch für einzelne *Ribes*-Arten, während andere Spezies durch *Unterständigkeit* ausgezeichnet sind.

Der Bau des Gynoeceums erfährt prinzipiell durch den Übergang von der Ober- zur Unterständigkeit *keine Veränderungen*. Einzig der Leitbündelverlauf zeigt insofern andere Verhältnisse, als die dorsalmedianen Bündel meist mit den Strängen des Achsenbechers verschmelzen. Immerhin sei darauf hingewiesen, daß diese Erscheinung teilweise oder auch ganz unterbleiben kann. So verlaufen zum Beispiel die Dorsalmediani von *Parnassia* bis in den Blütenstiel getrennt von den Achsenbündeln (Abb. 25, Fig. *f* und *g*, und S. 565).

Bei der Beschreibung verschiedener Arten (*Hydrangea* usw.) wurde darauf hingewiesen, daß möglicherweise im Zentrum ein *Achsenkern* vorhanden ist, der mit dem Gynoeceum verwächst. Dessen Nachweis gestaltet sich meist sehr schwierig, weil Karpell- und Achsengewebe nicht unterschieden werden können. Aus einzelnen Beobachtungen allerdings können Schlüsse auf das Vorhandensein eines Achsenkerns gezogen werden. So zweigen zum Beispiel bei *Saxifraga sarmentosa* die Kelchleitbündel erst zwischen den Karpellen vom zentralen Leitbündelstrang ab (siehe S. 534). Einen Achsenkern kann man auch dort annehmen, wo die Karpelle nicht peltat gebaut sind, aber doch im Zentrum intrakarpellär durch ein Gewebe miteinander verbunden sind. Diese Verhältnisse wurden bei *Hydrangea* genauer erläutert, sie zeigen sich aber auch bei *Francoa* und *Escallonia*.

c) Der Bau des Karpells

Bauelement des Gynoeceums ist das *Karpell*. Dieses stellt morphologisch ein *Blatt* dar. Zunächst soll die Gestaltung der einzelnen Fruchtblätter eingehend dargestellt werden. Erst auf dieser Grundlage können nämlich die Erscheinungen des Karpellverbandes (Apokarpie, Coenokarpie mit ihren verschiedenen Ausbildungsformen) erfaßt werden.

Im Karpell der meisten *Saxifragaceen* müssen zwei Abschnitte unterschieden werden :

1. eine *schlauchförmige* (peltate) *Basis*, in der die Ränder *kongenital* miteinander *verwachsen* sind (ein Fruchtblattstiel, wie er bei manchen *Rosaceen* auftritt, kommt nirgends zur Ausbildung);
2. einen *impeltaten Abschnitt*, in dem die Ränder ganz frei oder *postgenital* verbunden sind.

Peltate Zone

Die schlauchförmige Basis ist innerhalb der *Saxifragaceen* sehr verschieden ausgebildet. Im Genus *Saxifraga* zeigte ich :

1. einen *Übergang* von Gynoeceen mit geringer zu solchen mit *stark entwickelter Querzone* (Abb. 9 und S. 539);
2. daß nicht nur die *Gestalt*, sondern auch die *Struktur* dieser Zone verschiedene Ausbildungsstufen hat, indem die lateralen Leitbündel

sich immer mehr zu *ventralmedianen Bündeln* zusammenschließen (Abb. 18 und S. 541).

Eine Prüfung aller *Saxifragaceen* im Hinblick auf dieses Merkmal ergibt folgendes :

Den *Saxifragaceen* des *Heuchera*-Kreises, den *Francoeae*, den *Ribesieae*, den *Hydrangeeae*, *Escallonia* und *Itea* fehlt die *peltate Basis*. Nur entwicklungsgeschichtliche Studien könnten zeigen, ob eine Querzone im Karpellprimordium angelegt wird, sich aber dann nicht weiter entwickelt (latente Peltation), oder ob die Karpelle überhaupt impeltat angelegt werden. Ich neige zumindest für *Heuchera*, *Tolmiea*, *Tellima* und die *Ribesieae* zu der ersten Auffassung und stütze mich dabei auf die Beobachtung, daß gelegentlich in sonst ungefächerten Gynoeceen eine schwache primär-synkarpe Zone nachgewiesen werden kann. Es ist wenig wahrscheinlich, daß das Karpell nur in diesen Ausnahmefällen peltate Struktur aufweist. Näher liegt die Annahme, daß eine *sonst latent bleibende Anlage ausnahmsweise in Erscheinung* treten kann. Bei *Ribes aureum* wurden an der Basis des Gynoeceums, ähnlich wie bei *Bergenia*, *ventral-mediane Bündelgruppen* nachgewiesen, die als Ausdruck der peltaten Struktur dieser Zone aufgefaßt werden können.

Die Fruchtblätter der übrigen Gattungen sind alle *manifest peltat*. Bei *Rodgersia*, *Saxifraga pennsylvanica*, *Saxifraga stellaris* und *Bergenia* besitzt die Querzone nur eine *geringe Höhe*. Sie enthält genau ventral-median kein Leitbündel, wohl aber bisweilen Andeutungen eines solchen. — Eine weitere Stufe umfaßt Formen mit sehr *deutlicher Querzone*, wobei die L_2 zu *ventralmedianen Bündeln* vereinigt sein können. Hier sind neben einzelnen *Saxifraga*-Arten auch die Gattungen *Astilbe*, *Peltiphyllum*, *Parnassia*, *Philadelphus* und *Deutzia* einzureihen. — Die höchste Ausbildungsstufe mit *langer Querzone* und $L_1 + L_2$ -*Ventralmedianen* ist nur in den Sektionen *Dactyloides* und *Diptera* des Genus *Saxifraga* verwirklicht (Abb. 9 und S. 542; Abb. 18 und S. 554). Die aufgezählten vier Stufen sind durch mannigfache *Zwischenglieder* miteinander verbunden, auf die schon bei der Besprechung der einzelnen Arten aufmerksam gemacht wurde. Der Vergleich verschiedener Gattungen zeigt also eine *Progression von latent peltaten* (evtl. impeltaten) *Fruchtblättern zu stark peltaten*; damit verbunden ist eine *Veränderung im Leitbündelverlauf*. Die in Abb. 9 und 18 entwickelten Schemata gelten somit für die ganze Familie.

Impeltate Zone

Die impeltate Zone umfaßt den Bereich von der Spitze der Querzone bis zur Narbe. Je nachdem, ob die Spreite eingerollt ist oder nicht, spricht man von *offener oder geschlossener Karpellgestalt*.

Der oberste Abschnitt der impeltaten Zone ist als *Narbe* ausgebildet.

Diese läßt bei *Saxifragaceen* drei verschiedene Formen erkennen : 1. die löffelförmige, 2. die kopfige, 3. die Kommissuralnarbe. Ausgangspunkt unserer Betrachtung sei die *löffelförmige Narbe*, wie sie zum Beispiel bei *Saxifraga aspera* vorkommt.

Die Blüte von *Saxifraga aspera* ist *proterandrisch*. Solange die Antheren stäuben, sind die Griffeläste einander zugekrümmt und berühren sich an ihrer Spitze. Einen einzelnen Griffelast in diesem Stadium zeigt Abb 31, Fig. *a*. Die papillöse Narbenfläche ist nur auf der morphologischen Oberseite ausgebildet, diese ist in das Karpell hinein versenkt. Die Ventralspalte, die im Griffel fast geschlossen ist, öffnet sich an ihrem Ende. Der Übergang der Narbe in das *Reifestadium* ist begleitet von einer starken Entwicklung des Gewebes der morphologischen Oberseite. Dies

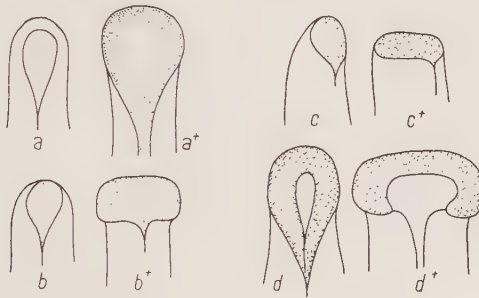


Abb. 31

Narben verschiedener *Saxifragaceen*, *a* bis *d* junge Stadien, *a+* bis *d+* entsprechende Reifestadien. *a* *Saxifraga aspera*, *b* *Rodgersia*, *c* *Astilbe*, *d* *Bergenia*

hat einerseits zur Folge, daß die Griffeläste auseinander spreizen, anderseits die Narbenfläche nach außen umgeschlagen wird (Fig. *a+*). Die Narbenfläche bedeckt dann die ganze freiliegende Spitze und säumt mit zwei Schenkeln den Rand einer Rinne, die nach unten in den Griffelkanal übergeht.

Als Beispiel einer *köpfchenförmigen Narbe* ist diejenige von *Rodgersia* in Abb. 31, Fig. *c* und *c+*, dargestellt. Fig. *c* zeigt ein *frühes Stadium*. Es entspricht demjenigen bei *Saxifraga aspera* zu Beginn der Anthese. Das Narbengewebe beschränkt sich auf einen ganz kleinen Bereich an der Spitze der morphologischen Oberseite, während die submarginal nach unten führenden Narbenschkel fehlen. — In der *weiteren Entwicklung* dieser jungen Narbe finden nun starke Wachstumsvorgänge im Gewebe an der Spitze der morphologischen Oberseite statt. Diese führen schließlich dazu, daß die Narbe direkt nach oben gerichtet wird und terminal auf dem Griffelast steht (*c+*).

Noch stärker entwickelt ist das Narbengewebe bei *Astilbe*, wo es sich sehr stark aufwölbt und so ein *Narbenköpfchen* bildet (Fig. *b*, *b*⁺). Beispiele für diesen Narbentyp liefern auch *Tellima*, *Heuchera*, *Escallonia* und *Itea*. Der Vergleich dieser köpfchenförmigen Narbe mit derjenigen von *Rodgersia* und *Saxifraga aspera* zeigt, daß wir sie ohne weiteres von der löffelförmigen ableiten können. Die Progression besteht einerseits in einer *Beschränkung der Papillenbildung* auf eine kreisförmige Fläche an der Spitze der Karpellinnenseite, während die seitlichen Narbenschkel unterdrückt sind, anderseits tritt die *Aufwölbung der Papillenfläche* in der Entwicklungsgeschichte immer stärker und früher auf.

Von der löffelförmigen Narbe kann aber auch die *Kommissuralnarbe* abgeleitet werden, wenn man annimmt, daß sich das Hauptgewicht der Narbenbildung immer mehr auf die seitlichen Teile der obersten Karpellspreite verlagert. Ein erstes Glied in dieser Reihe zeigt *Bergenia* (Fig. *d*). Auch bei dieser Art entsteht die Narbenfläche durch die Aufwölbung der morphologischen Oberseite, ähnlich wie bei der köpfchenförmigen Narbe; hier sind aber auch die Partien entlang den Rändern in die Narbenbildung einbezogen. Fällt die Spitzenpartie für die Narbenbildung aus, so entstehen zwei isolierte Narbenschkel, wie sie zum Beispiel bei *Philadelphus* zu beobachten sind. Verwachsen je ein Narbenschkel zweier benachbarter Karpelle miteinander, so entsteht die Kommissuralnarbe, wie sie für die Gattungen von *Parnassia* und *Francoa* charakteristisch ist. Die *mediane* Partie des Karpelles bleibt bei diesen Arten gegenüber den *seitlichen* im Wachstum zurück.

In Abb. 32 sind, stark schematisiert, noch einmal die Beziehungen zwischen den besprochenen Narbenformen dargestellt. Die Karpelle sind in eine Fläche aufgerollt gedacht und werden von der Oberseite her betrachtet. Durch die Schraffur sind die Bezirke bezeichnet, die in die Bildung der eigentlichen Narbenfläche einbezogen sind. Bei löffelförmigen Narben (Fig. *a*) sind dies die *Spitze und weitere, dem Rand entlang nach unten greifende Teile*. Bei den köpfchenförmigen Narben findet man die Papillen nur an der *eigentlichen Spitze* des Karpells (Fig. *b*). Bei den andern Formen dagegen verlagert sich das Hauptgewicht der Papillenbildung immer mehr auf die *seitlichen Partien* (Fig. *c* und *d*).

Der Vergleich der Narben der *Saxifragaceen* ergibt: Die *Karpellform ist an der Spitze des impeltaten Abschnittes mehr oder weniger offen*. Nur die *Spitze und die randnahen Partien der morphologischen Oberseite sind zur Narbenbildung befähigt*.

Es soll nun der Bau der übrigen Abschnitte der impeltaten Zone dargestellt werden: Unterhalb der Narbe mit ihrer offenen Karpellform schließt sich im *Griffel* der Karpellbogen immer mehr. Bei *Rodgersia*, *Peltiphyllum*, *Tolmiea* und anderen Gattungen sind sogar die Ränder ein und desselben Karpells auf eine kurze Strecke miteinander verwachsen.

H. B a u m (2 c) hat gezeigt, daß diese Verwachsung im Griffel erst post-genital erfolgt. Für die Gestaltung des Griffels fällt aber nicht nur das Einrollen der Karpellspreiten in Betracht, sondern auch das Verhalten der morphologischen Oberseite. In der Regel setzen sich nämlich die Schenkel des submarginalen Narbengewebes als starke Wucherungen im Griffel fort. Dies bewirkt zumindest im obersten Abschnitt, daß der Griffelkanal vollständig durch das Leitgewebe für die Pollenschläuche ausgefüllt wird. Bei den meisten Gattungen geht der Griffel langsam in den Fruchtknoten über, dabei weitet sich der Griffelkanal zur Fruchtknotenhöhle. Bei *Tellima*, deren Karpellränder sich erst im untern Teil des Griffels nähern, entsteht durch die submarginalen Wucherungen ein fester Verschuß des Griffelkanals nach außen, während im Innern ein Hohlraum erhalten bleibt. In der fertilen Zone bilden diese Leisten die Plazenten.

Die Gestaltung des *Fruchtknotens* ist viel mannigfaltiger als die des Griffels. Während die Karpelle an der Griffelbasis geschlossen sind,

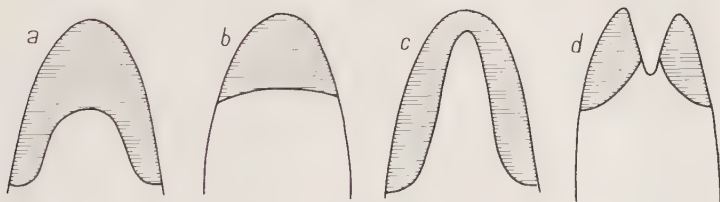


Abb. 32

Schema zur Erläuterung der Beziehungen zwischen den Narbenformen der *Saxifragaceen*. Näheres siehe Text

verhalten sie sich im Fruchtknotenabschnitt verschieden. In den meisten Gynoeceen sind sie auch hier *geschlossen*; die Ränder ein und desselben Karpells liegen also mehr oder weniger fest aufeinander. Wenn so gestaltete Karpelle miteinander verwachsen, kommt ein *sekundär synkarper Fruchtknotenabschnitt* zustande. Anders verhält es sich in den Gynoeceen des *Heuchera*-Kreises, der Tribus *Ribesieae* und von *Parnassia*. Hier sind die Karpelle im Fruchtknoten *offen*, durch ihre Verwachsung entsteht eine *parakarpe Zone*.

Indessen muß auf folgendes aufmerksam gemacht werden: Offene und geschlossene Karpellform und damit sekundär synkarpe bzw. parakarpe Zone sind nur selten scharf getrennt. In allen parakarpen Gynoeceen öffnen sich die Karpelle von oben nach unten allmählich. Ferner ist in Gynoeceen verschiedener Arten die Einrollung mehr oder weniger stark ausgeprägt. Man findet also in einem Gynoeceum und innerhalb der Gynoeceen verschiedener Arten *kontinuierliche Übergänge zwischen Parakarpie und sekundärer Synkarpie*.

Wie Untersuchungen von R. Weibel (20) und H. Baum (2f) zeigen, sind sekundär synkarpe Zonen des Gynoeceums in frühen Stadien parakarp gebaut. Es findet also im Laufe der Entwicklung ein Einwärts-wachsen der Karpellspreite und damit ein Übergang von offener zu geschlossener Karpellform statt.

Interessant ist die Feststellung, daß sich im Fruchtknoten die offene Karpellzone immer direkt über der peltaten oder latent peltaten Basis befindet. Diese Feststellung ist möglicherweise einer entwicklungs-geschichtlichen Deutung zugänglich.

Zusammenfassend soll durch die beiden Figuren von Abb. 33 der Bau des Einzelkarpells veranschaulicht werden. Die Basis wird meist durch eine *schlauchförmige Zone* gebildet, über der sich der *impeltate Abschnitt* erhebt. Dieser kann im Fruchtknoten *geschlossenen* (Fig. a)

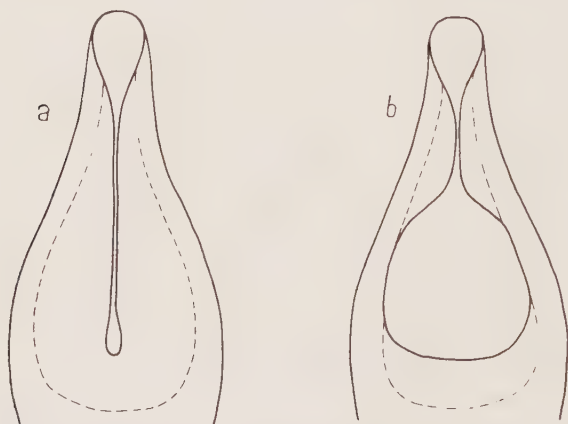


Abb. 33
Schema der beiden wich-
tigsten Karpellformen bei
Saxifragaceen. Näheres
siehe Text

oder *offenen* (Fig. b) Bau zeigen. Im Griffel ist das Karpell meist ge-
schlossen, während es in der Narbe wieder mehr oder weniger offen ist.

Die vielen Samenanlagen sitzen dicken Plazenten auf. Diese stehen
deutlich submarginal. Bei Arten mit stark entwickelter ventraler
Schlauchwand können sie auch auf diese Partie übergreifen.

Das Karpell wird meist von fünf *Leitbündeln* durchzogen, dem
Dorsalmmedianus und je einem Paar lateraler Bündel, die als L_1 und L_2
bezeichnet wurden (siehe S. 553). Die Lateralia verlaufen im einfachsten
Falle bis in die Blütenachse getrennt voneinander. Es wurde gezeigt,
daß — sofern eine schlauchförmige Basis entwickelt wird — sie sich in
zunehmendem Maße zu *ventralmedianen Strängen* zusammenlagern. In
der verwachsenen Zone können sie auch zu *Zwischenbündeln* verschmel-
zen (vgl. S. 543). Die Samenanlagen werden durch Stränge versorgt, die
entweder von den L_2 -Ventralmedianen, von den Zwischenbündeln oder
auch von den L_1 ausgehen (vgl. Abb. 10).

d) Die Verwachsung der Karpelle

Eine der wichtigsten Fragen dieser Arbeit ist das Problem des Zusammenhanges zwischen apokarpen und coenokarpen Gynoeceen. Troll nimmt, wie schon erwähnt, eine scharfe Trennung zwischen diesen beiden Formen vor. Den apokarpen rechnet er auch die pseudocoenokarpen Gynoeceen zu, in denen die Verbindung der Karpelle durch Achsengewebe vermittelt wird. Demgegenüber sprechen G. J u h n k e und H. W i n k l e r die Ansicht aus (11, S. 299), « daß die Synkarpellie eine stufenweise Vollkommenheit zeigt », wobei der Begriff Synkarpellie im Sinne von Coenokarpie zu verstehen ist. Eine Dokumentation zu dieser Aussage wird nicht gegeben. H. B a u m (2 d) zeigte neuestens innerhalb der *Spiraeoideen* und anderer Verwandtschaftskreise einzelne Übergangsstufen von apokarpen zu coenokarpen Gynoeceen.

Was können nun die vorliegenden Untersuchungen an *Saxifragaceen* zur Klärung dieses Problems beitragen? Bei der Besprechung der Arten hat sich immer wieder gezeigt, daß der direkte Vergleich des Verwachsungsgrades große Schwierigkeiten bietet. Die Coenokarpie stellt nämlich eine *sehr komplexe Erscheinung* dar, in der mindestens vier Komponenten unterschieden werden können: 1. Ausdehnung der verwachsenen Zone längs des Karpells, 2. Lage und Ausdehnung der verwachsenen Zone im Karpellquerschnitt, 3. Bildung von Zwischenbündeln, 4. Zeitpunkt der Verwachsung. (Dieser Erscheinung konnte bei meinen Untersuchungen keine Aufmerksamkeit geschenkt werden, sie muß aber bei einer Gesamtbetrachtung der Coenokarpie mitberücksichtigt werden.)

1. Die Länge der verwachsenen Zonen

Ein Gynoeceum, in dem die Karpelle ganz frei stehen, konnte ich innerhalb der *Saxifragaceen* nicht finden. Möglicherweise sind die Fruchtblätter bei *Itea* und *Astilbe* nicht direkt miteinander verwachsen, sondern nur durch Achsengewebe verbunden, also *pseudocoenokarp*. Infolge der Unmöglichkeit, Karpell- und Achsengewebe zu unterscheiden, muß diese Frage aber offen bleiben. Die Karpelle von *Itea* sind auf ihrer Rückenseite dem Achsenbecher angewachsen, vielleicht aber dazu noch direkt miteinander verwachsen (siehe S. 566). Für *Astilbe* kann die Auffassung vertreten werden, daß die Karpelle im Zentrum nicht coenokarp, sondern nur durch einen Achsenkern verbunden sind. Wie dem auch sei, mit Bestimmtheit läßt sich aussagen, daß bei dieser Gattung der bemerkenswerte Fall vorliegt, in dem die Karpelle nur ganz unten miteinander verwachsen sind. Zumindest *ein Teil der peltaten Zone ist also noch frei* (Abb. 34, Fig. a).

Im Gegensatz dazu sind die peltaten Zonen (sofern sie überhaupt entwickelt sind) bei sämtlichen andern Gattungen miteinander *verwachsen*. In einer ersten Gruppe von Arten reicht die Verwachsung zwar

darüber hinaus, aber nicht bis zur Griffelbasis. Ein Teil des impeltaten Fruchtknotenabschnittes ist also frei. Diese Verhältnisse sind in Abb. 34, Fig. b, dargestellt. Beispiele dafür liefern *Saxifraga stellaris*, *Saxifraga sancta*, *Saxifraga oppositifolia*.

Die Abb. 34, Fig. c und d, zeigen eine weitere Stufe in der Karpellverwachsung. Die coenokarpe Zone reicht dabei bis in den obersten Teil des Fruchtknotens, und nur die Griffel sind noch frei. Eine solche Gynoe-

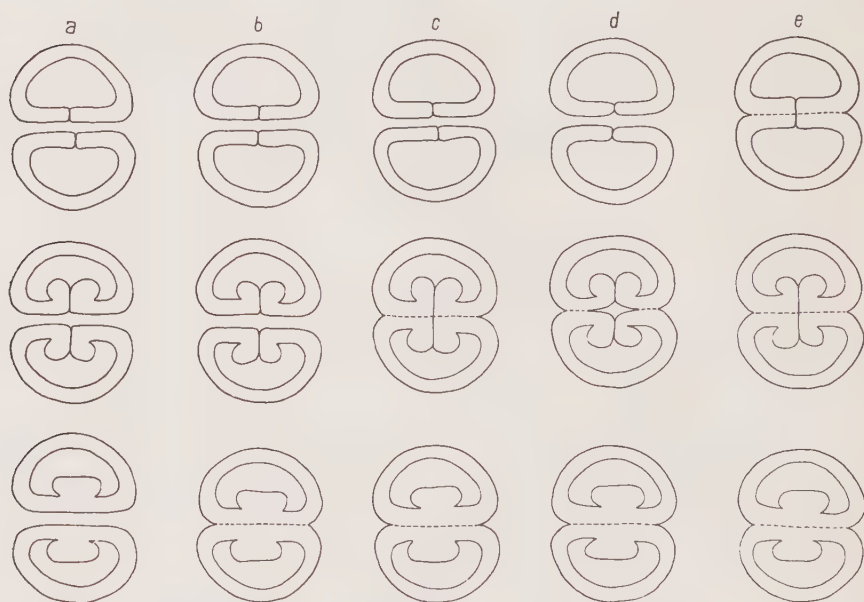


Abb. 34

Schematische Darstellung verschiedener Stufen der interkarpellären Verwachsung. a *Astilbe*, b *Saxifraga stellaris*, c *Hydrangea*, d *Saxifraga aspera*, e *Ribes* und *Escallonia*. Aus den einzelnen Gynoeceen sind je eine charakteristische Zone, 1. aus dem peltaten Fruchtknotenabschnitt (unterste Reihe), 2. aus dem impeltaten Fruchtknotenabschnitt (mittlere Reihe), 3. aus dem Griffel (oberste Reihe), ausgewählt. Näheres siehe Text

ceumsgestaltung findet sich zum Beispiel in den Sektionen *Dactyloides* und *Diptera* von *Saxifraga*, bei *Hydrangea* (Fig. c) sowie bei *Saxifraga aspera* (Fig. d). (Auf den Unterschied zwischen den in Fig. c und d dargestellten Formen wird unten einzutreten sein.)

Ribes und *Escallonia* stellen Endglieder dieser Reihe dar (Fig. e). Während bei der erstgenannten Gattung die Narbenlappen frei sind, geht bei *Escallonia* die Verwachsung noch weiter. Hierher gehören weiter jene Gattungen, die durch Kommissuralnarben ausgezeichnet sind, nämlich *Francoa* und *Parnassia*.

Es muß indessen betont werden, daß für die Abb. 34 einige charakteristische Beispiele mit besonders kennzeichnenden Zonen herausgegriffen worden sind. Diese verschiedenen Gestaltungen, wie auch die einzelnen Zonen, sind durch Zwischenglieder verbunden. *Es liegt somit ein kontinuierlicher Übergang von apokarpen zu coenokarpen Formen vor.*

2. Die Lage und Ausdehnung der verwachsenen Zonen im Karpellquerschnitt

Bezüglich der Lage der Verwachsungszonen im Querschnitt des Fruchtblattes müssen verschiedene Möglichkeiten unterschieden werden. Abb. 35 gibt eine Übersicht über die Verhältnisse. Zuerst sei die Verwachsung *geschlossener Karpelle* betrachtet. Meist erfolgt dann die Verwachsung von der Peripherie des Gynoeceums ausgehend, während die Karpellränder in den oberen Partien noch frei bleiben. Beispiele hierfür bieten *Saxifraga*, *Astilbe* und *Rodgersia* (Fig. a). Bei *Bergenia* (Fig. b)

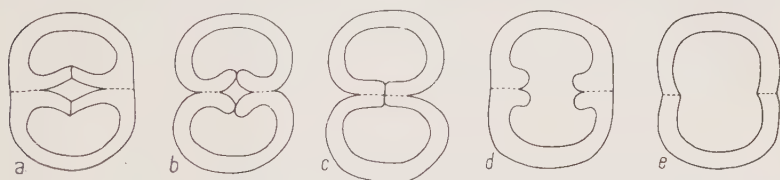


Abb. 35

Schema zur Erläuterung der Lage der verwachsenen Zonen im Karpellquerschnitt, a *Saxifraga aspera*, b *Bergenia*, c *Tellima*, d *Heuchera*, e *Tolmiea*

erfolgt sie von der Mitte der eingeschlagenen Spreitenränder aus. Schließlich zeigt Fig. c noch den Fall von *Tellima*, wo in der synkarpen Griffelzone nur die Karpellränder miteinander verwachsen. Auch bei *geöffnetem Karpell* können die beiden Möglichkeiten unterschieden werden, daß entweder Partien der morphologischen Unterseite miteinander verwachsen (*Heuchera*, Fig. d) oder die Karpellränder direkt (*Tolmiea*, Fig. e).

Auch hier muß betont werden, daß es sich um ausgewählte Beispiele handelt. Die Verhältnisse können sich *in verschiedenen Höhenzonen* ein und desselben Gynoeceums ändern.

Es bestehen nach dem eben Gesagten *keine strengen Beziehungen zwischen Karpellform und der Art, wie die Karpelle miteinander verwachsen*. Beispielsweise kann eine randliche Verwachsung sowohl zu einer *synkarpen* als auch zu einer *parakarpen Struktur* führen (Fig. c und e).

Die *Breite* der verwachsenen Zonen nimmt bei den einzelnen Arten von oben nach unten in ganz verschiedenem Maße zu, so daß bei den einen die interkarpelläre Spalte nur wenig lang ist, während sie bei an-

dern weit ins Gynoeceum hinunterreicht. Man vergleiche hierzu Abb. 34. Fig. c und d, in denen diese Unterschiede zum Ausdruck kommen.

3. Die Vereinigung der lateralen Bündel zu Zwischenbündeln

Diese Verhältnisse wurden schon in einem früheren Abschnitt eingehend dargestellt (S. 543 und Abb. 11). Es zeigte sich dabei *in verwachsenkarpelligen Zonen eine Progression von freiem Verlauf der Lateralia bis zur Bildung von Zwischenbündeln*.

4. Der Zeitpunkt der Verwachsung

Einen wesentlichen Gedanken hat H. Baum (2 a) aufgegriffen, indem sie den Zeitpunkt der Karpellverwachsung in den Vordergrund von Untersuchungen stellt. Sie zeigte (2 b) einen *Übergang von apokarpen zu postgenital verwachsenen* Gynoeceen. Wenn auch eine solche Betrachtungsweise sehr wertvoll ist, so müssen wir bedauerlicherweise jegliche methodischen Angaben in ihrer Arbeit vermissen. Die Unterscheidung von kongenitaler und postgenitaler Verwachsung muß, da eine Verwachsungsnaht in älteren Stadien oft nicht mehr erkennbar ist, auf einer genauen Beobachtung der einzelnen Zellteilungsschritte beruhen.

e) Die Plazenten

Es wurde schon darauf hingewiesen (S. 540), daß die Länge der Plazenten von Art zu Art in starkem Maße variieren kann. Es wurde ferner gezeigt, daß die Gynoeceumsgestaltung in den einzelnen übereinanderliegenden Zonen große Verschiedenheiten aufweist. Diese beiden Erscheinungen bedingen eine sehr verschiedene Struktur der fertilen Zone und damit eine verschiedene Stellung der Plazenten. Allgemein gilt, daß die Plazenten immer in einer Höhlung eingeschlossen sind. Diese kommt auf verschiedene Weise zustande:

1. Sie wird durch ein *einzelnes geschlossenes Fruchtblatt* gebildet. In diesem Falle liegt die Plazenta entweder auf der ventralen Schlauchwand (Abb. 34, unterste Reihe) oder an den eingerollten Rändern des Karpells (Abb. 34, mittlere Reihe). Beide Formen können sowohl in der apokarpen als auch in der coenokarpen Zone liegen. In coenokarpen Zonen spricht man dann von *zentralwinkelständiger Plazentation*.
2. Sie kommt durch die Verwachsung *offener Fruchtblätter* zustande. Die *Plazentation* ist in diesem Falle *parietal*.

f) Zum Typus des coenokarpen Gynoeceums

Im Abschnitt über die Verwachsung der Karpelle wurde gezeigt, daß zwischen apokarpen und stark verwachsenkarpelligen Gynoeceen die verschiedensten Abstufungen vorhanden sind. Es ist also innerhalb

der *Saxifragaceen* ein *Übergang von der Apokarpie zur Coenokarpie* feststellbar. Die Zwischenformen zwischen den beiden Extremen lassen sich allerdings nicht linear anordnen, weil die *Einzelerscheinungen der Coenokarpie in einem gewissen Rahmen unabhängige Progressionen* zeigen. Dadurch wird eine große Formenmannigfaltigkeit erreicht.

Aus diesen Erkenntnissen geht hervor, daß eine *grundsätzliche Trennung* zwischen apokarpen und coenokarpen Gynoeceen *nicht* vorgenommen werden kann. Des weiteren ergibt sich aber auch, daß der Typus des coenokarpen Gynoeceums, so wie er von Troll gefaßt worden ist, *keine allgemeine Gültigkeit* besitzt. Er gilt vielmehr nur für *gewisse Endstadien* mit stärkstem Verwachsungsgrad der Karpelle.

Die vorliegenden Untersuchungen haben weiter gezeigt, daß die *Karpellform der Saxifragaceen* verschieden ist, und ferner, daß die Fruchtblätter nicht nur in der Länge, sondern auch im Querschnitt in verschiedener Art und Weise miteinander verwachsen sein können. Konstante Beziehungen zwischen Karpellform und Verwachsung zeigten sich nur in sehr geringem Maße. Dies führt zu einer großen Formenmannigfaltigkeit. Es erwies sich als unmöglich, für die *Saxifragaceen* ein *generelles Schema* mit bestimmten, übereinandergelagerten Zonen zu entwerfen.

Bei der Beurteilung der Gynoeceumsform muß auch noch folgendes bedacht werden: Für die Ausdifferenzierung der fertigen Erscheinungsform des Gynoeceums fällt wesentlich das *verschiedene Auswachsen einzelner Zonen* in Betracht, was natürlich zu einer weiteren Formenmannigfaltigkeit führt.

An jenen Gynoeceen der *Saxifragaceen*, die sich durch stärkste Verwachsung auszeichnen, konnte ich folgende Gliederung beobachten:

- a) Eine *primär synkarpe Basis*. Sie kommt durch die Verwachsung der peltaten Zonen der Karpelle zustande. (Nicht berücksichtigt ist die Insertion, die aber möglicherweise sehr wichtig sein kann.)
- b) Über diesem Abschnitt liegt eine Zone, die aus den verwachsenen impeltaten Abschnitten der Karpelle hervorgeht. Sie kann *parakarp oder sekundär synkarp* sein.
- c) An der Spitze findet sich ein *apokarper Narbenabschnitt*.

Diese Gliederung stimmt weder mit den Anschauungen von Leinfellner noch mit denjenigen von Troll oder Winkler (siehe Zusammenfassung in 19 d) überein. Meine Ergebnisse entsprechen aber auch nicht den Vorstellungen von H. Baum, die, bei einseitig entwicklungsgeschichtlicher Betrachtungsweise, den räumlichen Beziehungen im Gynoeceum zu wenig Beachtung schenkt. Nur durch weitere Untersuchungen besonders an freien Karpellen wird es möglich sein, zu einem vertieften Verständnis des Gynoeceumsbaues zu gelangen. Dabei wird

aber — das zeigt sich klar nach den Arbeiten von H. B a u m — neben der *Struktur* auch die *Entwicklungsgeschichte* vermehrt zu berücksichtigen sein.

II. Systematische Betrachtungen

Im folgenden soll auf Grund einer verfeinerten morphologischen Analyse ganz kurz zu einzelnen systematischen Problemen Stellung genommen werden. Engler hat in der 1930 erschienenen Auflage der «Natürlichen Pflanzenfamilien» (8 b) gegenüber der älteren Auflage (8 a) größere Umgruppierungen vorgenommen. Diese lassen sich in groben Zügen folgendermaßen charakterisieren :

1. Die Unterfamilie *Ribesioideae* wird aufgehoben und als Tribus *Ribesieae* in die Unterfamilie *Saxifragoideae* gestellt. Im Bau des Gynoeceums zeigen sich sehr enge Beziehungen zwischen *Ribes* und den Gattungen des *Heuchera*-Kreises. In beiden Fällen sind die Fruchtknoten *parakarp* gebaut. *Unterschiede* zeigen sich indessen einerseits in der Verwachsung (Griffel im *Heuchera*-Kreis apokarp, bei *Ribes* verwachsen), anderseits in den Achsenverhältnissen. Während im *Heuchera*-Kreis nämlich die Fruchtknoten nur verhältnismäßig wenig in die Blütenachse versenkt sind, ist dies bei *Ribes* meist viel stärker der Fall. Hinsichtlich des Gynoeceumsaufbaues schließt sich *Ribes* also zwanglos an *Heuchera* an. Zum gleichen Ergebnis kommt auch Schoennagel (17) auf Grund von Chromosomenzählungen.

2. Die Tribus *Parnassieae* wird zu einer eigenen Unterfamilie *Parnassioideae* erhoben. Die Stellung der einzigen Gattung, *Parnassia*, ist außerordentlich umstritten (1, 8 b. 14). Vom gynoeceumsmorphologischen Standpunkt aus kann hier nicht viel ausgesagt werden. Auf jeden Fall nimmt das Gynoeceum eine recht *isolierte Stellung* innerhalb der *Saxifragaceen* ein, und in seiner Deutung gehen die Meinungen weit auseinander (Troll, 19 a; Winkler, 22).

3. *Itea* wird aus der Unterfamilie *Escallonoideae* herausgenommen und zu einer eigenen Unterfamilie erhoben. Dieser Schritt scheint angesichts der wesentlichen Unterschiede im Gynoeceumsaufbau gerechtfertigt. Zwar liegt bei oberflächlicher Betrachtung eine große Übereinstimmung vor; die genaue Untersuchung zeigt aber, daß bei *Itea keine oder höchstens ganz geringe echte Coenokarpie* vorliegt, bei *Escallonia* dagegen sind die Karpelle *bis zur Narbe miteinander verwachsen*. Auf die Beziehungen des Gynoeceums von *Itea* zu demjenigen bei Rosaceen wurde bereits S. 567 hingewiesen.

Die größte Zahl der von mir untersuchten Arten stammt aus der Unterfamilie *Saxifragoideen*. Hier, und zwar ganz speziell innerhalb der Tribus *Saxifrageae*, herrscht auch die größte Formenmannigfaltigkeit.

In dieser Tribus finden sich bei *Astilbe*, *Bergenia*, *Saxifraga pennsylvanica* und *Peltiphyllum* ganz besonders die Merkmale gehäuft, die bei den verschiedenen Progressionsreihen am Anfang stehen. Die Gynoeceen dieser Formen zeigen nur *geringe Verwachsung* der Karpelle, was sich auch im *Fehlen von Zwischenbündeln* äußert. Die peltate Zone ist nur gering entwickelt. Es sind häufig fünf Leitbündel im Karpell vorhanden, von denen sich aber höchstens die L_2 zu einem Ventralmedianus vereinigen.

Von den oben erwähnten Formen — sie gehören offenbar zu den primitivsten innerhalb der ganzen Familie — zeigen sich Beziehungen im Sinne von Progressionen zur ganzen Unterfamilie. Dabei zeichnen sich *drei Linien* ab. Eine Zunahme der Coenokarpie erfolgt nämlich auf der Basis

1. des offenen Karpells (*Heuchera*-Kreis—*Ribes*),
2. des latent-peltaten (evtl. impeltaten), geschlossenen Karpells (*Francoeae*, evtl. weiter auch *Hydrangeae*),
3. des peltaten und geschlossenen Karpells (*Saxifraga*).

Schoennagel (17) versuchte einen Stammbaum der einzelnen *Saxifragaceengattungen* aufzustellen. Er stützt sich dabei auf die Chromosomenzahlen unter gleichzeitiger Berücksichtigung von blütenmorphologischen Merkmalen. Dabei kommt er zu dem Resultat (S. 294), « daß wir die Gattung *Saxifraga* aus den mit *Heuchera* verwandten Gattungen abzuleiten haben ».

Meine Feststellungen lassen diesen Schluß nicht zu. Man muß dabei folgende Tatsachen beachten :

1. Die Verwachsung in der Gattung *Saxifraga* reicht höchstens bis zur Griffelbasis. Daneben ist bei verschiedenen Formen nur ein geringer Verwachsungsgrad festzustellen, und es zeigen sich Beziehungen zu *Astilbe*. In den Gattungen des *Heuchera*-Kreises dagegen erreicht die Verwachsung immer einen stärkeren Grad, und es sind Zwischenbündel vorhanden.

2. Die Vorstellung bietet gewisse Schwierigkeiten, daß Formen mit offenen Karpellen als Vorläufer wenig coenokarper Arten mit geschlossener Karpellform in Frage kommen (es sei denn unter der Annahme von Gymnospermie).

Daß Schoennagel Beziehungen der *Francoeae* zu den *Hydrangeoideae* annimmt, kann vom gynoeceumsmorphologischen Standpunkt aus befürwortet werden.

Immer wieder findet man in der systematischen Literatur Hinweise auf die enge Verwandtschaft der *Saxifragaceen* mit den *Rosaceen*. Im besonderen wird dargelegt, daß manche *Saxifragaceen*, wie *Astilbe*, den *Spiraeoideen* so sehr nahe stehen, daß nur eine künstliche Gliederung

möglich ist, während anderseits die übrigen Gattungen sich stark voneinander entfernen (Focke, 9; Engler, 8 b; Wettstein, 21).

Es erhebt sich nun die Frage, ob auf Grund der vorliegenden Untersuchungen ein Beitrag zur Lösung dieser Probleme geliefert werden kann.

Die *Spiraeoideen* besitzen nach H. J. Sch ä p p i (15 c und nach mündlichen Mitteilungen) stets eine *becherförmige* Blütenachse. Daneben kommt bei manchen Arten eine kleine *Achsen spitze* vor, die zwischen die Karpelle hineinragt. Die Fruchtblätter sind bei einigen Arten vollkommen *frei*. Bei andern Spezies treten *Verwachsungen verschiedener Art* auf. So sind die Karpelle bei *Erochorda* mit dem Achsenkern verbunden, so daß ein *pseudocoenokarpes* Gynoeceum entsteht. Einige Spezies sind durch geringe Verwachsung zwischen Karpellen und Achsenbecher ausgezeichnet. Schließlich können auch die Fruchtblätter *untereinander etwas verwachsen* sein. Diese Erscheinungen sind bei einigen *Spiraeoideen* miteinander kombiniert (vgl. auch H. Baum, 2 d).

Die eben dargelegten Erscheinungen findet man nun auch bei *Saxifragaceen*, wobei freilich die meisten Gattungen durch *viel stärkere Verwachsung* ausgezeichnet sind. Die *Saxifragaceen* mit fast freien Karpellen schließen sich in dieser Hinsicht gerade an die *Spiraeoideen* an. Es wurde auch gezeigt (siehe S. 573), daß die sich um *Astilbe* gruppierenden Gattungen besonders häufig mehr als zwei Karpelle besitzen. Bei *Spiraeoideen* finden sich fünf bis ein Karpell.

Nicht so eindeutig liegen die Verhältnisse in bezug auf die *Karpellgestalt*. Während die *Rosoideen* durchwegs *peltate Fruchtblätter* haben, sind die Verhältnisse bei *Spiraeoideen* noch unklar (H. J. Sch ä p p i und F. Steindl, Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 1950). Auch hier zeigt sich die Notwendigkeit, die *freien Karpelle* genau zu untersuchen, um auf Grund hiervon den Übergang zur Coenokarpie besser zu verstehen. Unzweifelhaft können solche Untersuchungen mit Einschluß der *Crassulaceen* wertvolle Beiträge zur Lösung dieser Probleme liefern.

Literaturverzeichnis

1. Arber, A. On the Structure of the *Androeceum* in *Parnassia* and its bearing on the Affinities of the Genus. Ann. of Bot. XXVII, 491—510, 1913.
2. Baum, H.
 - a) Über die postgenitale Verwachsung in Karpellen. Österr.-bot. Zeitschr., Bd. 95, Heft 1, 1948.
 - b) Die Verbreitung der postgenitalen Verwachsung im Gynoeceum und ihre Bedeutung für die typologische Betrachtung des coenocarpen Gynoeceums. Österr.-bot. Zeitschr., Bd. 95, Heft 1, 1948.

- c) Ontogenetische Beobachtungen an einkarpelligen Griffeln und Griffelenden. Österr.-bot. Zeitschr., Bd. **95**, Heft 4, 1948.
 - d) Zur Frage des schrittweisen Überganges vom apokarpen zum coenokarpen Gynoeceum. Österr.-bot. Zeitschr., Bd. **95**, Heft 4, 1948.
 - e) Postgenitale Verwachsung in und zwischen Karpell- und Staubblattkreisen. Sitzungsber. der Österr. Akademie der Wissensch. Mathemat.-Naturw. Kl., Abt. I, Bd. **157**, Heft 1—5, Wien, 1948.
 - f) Der einheitliche Bauplan der Angiospermengynoeceen und die Homologie ihrer fertilen Abschnitte. Österr.-bot. Zeitschr., Bd. **96**, Heft 1, 1949.
3. Eames, A. J. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Americ. Journ. Bot., **18**, 147 (1931).
 4. Eber, E. Carpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der *Helobiae*. Flora, N. F., Bd. **27**, 273, 1933/34.
 5. Eckardt, Th. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systemat. des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopoldina, N. F., **5**.
 6. Eichinger, A. Beitr. z. Kenntn. u. syst. Stellg. d. Gattung *Parnassia*. Beitr. zum bot. Zentralbl., 2. Abt., 1908.
 7. Engler-Diels. Syllabus der Pflanzenfamilien, 1936.
 8. Engler.
 - a) Saxifraga in: Die nat. Pfl.fam., III. Teil, 2. Abt., a, 1891.
 - b) do., Bd. **18a**, 1930.
 9. Focke, W. O. *Rosaceae*, in Engler-Prantl: Die nat. Pfl.fam., III. Teil, 3. Abt., 1894.
 10. Goebel, K.
 - a) Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, II. Aufl. Ergänzungsbd. zur Organographie der Pflanzen. Verlag G. Fischer, Jena, 1924.
 - b) Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens. Bot. Zeitung, 1886.
 11. Juhnke, G., und Winkler, H. Der Balg als Grundelement des Angiospermengynoeceums. Beitr. zur Biol. d. Pfl., Bd. **25**, 291, 1938.
 12. Leinfellner. Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich. Bot. Archiv, **42**, 1—43 (1941).
 13. Müller und Knuth. Handbuch der Blütenbiologie. II. Bd., 1. Teil, 458. Leipzig, 1898.
 14. Pace, L. *Parnassia* and some allied genera. Bot. Gaz., **LIV**, 1912.
 15. Schäppi, H. J.
 - a) Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der *Resedaceae*. Planta, **26**, 1937.
 - b) Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der *Primulaceae*. Zeitschr. f. d. gesamte Naturwissensch., Heft 7, 1937.
 - c) Über die Verwachsung der Fruchtblätter. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich, 1944.
 16. — und Steindl. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyris alba* L. Bericht d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. **47**, 1937.
 17. Schoennagel, E. Chromosomenzahl und Phylogenie der Saxifragaceen. Bot. Jahrb., Bd. **64**, 1931.

18. S p r o t t e. Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter.
19. T r o l l, W.
- a) Zur Auffassung des parakarpen Gynoeceums und des coenokarpen Gynoeceums überhaupt. *Planta*, **VI**, 255, 1928.
 - b) Morphologie der schildförmigen Blätter. *Planta*, **17**, 153, 1932.
 - c) Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums. I., *Planta*, Bd. **14**, 1931; II., Bd. **17**, 1932.
 - d) Morphologie einschl. Anatomie, *Fortschr. d. Bot.*, Bd. **11**, 1944.
20. W e i b e l, R. La placentation chez les Tiliacées. *Candollea*, Vol. **10**, 155—177, 1943—1946.
21. W e t t s t e i n, R. v. Handbuch der systemat. Botanik, Wien, 1935.
22. W i n k l e r, H. Verstehen wir das Gynoeceum der Angiospermen schon? *Beitr. Biol. Pfl.*, **27** (1941).
-

Curriculum vitae

Ich wurde am 19. September 1922 als Bürger von Zürich in Zürich geboren. Nach dem Besuch der Primarschule in Schwamendingen trat ich 1935 in das kantonale Gymnasium in Zürich ein, das ich 1941 mit dem Reifezeugnis verließ. Ich immatrikulierte mich hierauf an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Nach einigen durch den Aktivdienst bedingten Unterbrüchen im Studium erhielt ich 1947 das Diplom für das höhere Lehramt mit dem Hauptfach Allgemeine Botanik. Im Sommer 1946 begann ich mit den Vorbereitungen zu der vorliegenden, unter der Leitung von Herrn P.-D. Dr. H. J. Schäppi entstandenen Dissertation. Während 2½ Jahren war ich als Assistent am Institut für Allgemeine Botanik angestellt. Von 1945 an war ich als Hilfslehrer zuerst am kantonalen Gymnasium in Zürich, in der Folge auch an der Oberrealschule und am kantonalen Unterseminar in Küsnacht tätig.

